ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 66
8
АВГУСТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 66 (1981) № 8

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. И. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Cabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова* и *Э. Г. Рабинович*

Сдано в набор 11.05.81. Подписано к печати 16.07.81. М-20146. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^{1}/_{2}+4$ вкл. ($^{1}/_{2}$ печ. л.)= =14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.96. Тираж 2624. Тип. зак. 381.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.84

Ю. В. Гамалей

СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ КЛЕТОК ФЛОЭМЫ. I. СИТОВИДНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

JU. V. GAMALEY. THE STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF PHLOEM CELLS. I. SIEVE ELEMENTS

Обсуждаются общие закономерности организации проводящих элементов флоэмы и таксономические вариации структуры этих клеток. Подробно анализируются данные о составе органелл, их структуре и взаимосвязях, функциональной специализации. Описаны изменения структуры клеток в ходе их формирования, возрастные и сезонные изменения зрелых клеток.

Структура флоэмы изучается более 100 лет на материале представителей многих таксонов сосудистых растений с применением световой, а затем электронной микроскопии, методов гисто- и цитохимии. Особенно интенсивные исследования развернуты в последние 10—15 лет. Постоянный интерес анатомов и цитологов к этой ткани объясняется не только важной ее ролью в метаболизме целого растения, но и тем обстоятельством, что по мере углубления исследований на каждом уровне организации флоэмы обнаруживаются черты, свидетельствующие об ее структурной уникальности. Достаточно упомянуть, что это одна из наиболее интересных растительных тканей по разнообразию клеточных типов и степени их функциональной интегрированности. Фактический материал, накопленный по вопросам развития, структуры и функции клеточных элементов флоэмы, позволяет составить довольно подробную характеристику структурной специфики и особенностей развития отдельных клеточных типов. Такая задача и ставилась в качестве основной при написании обзора, состоящего из двух частей. Первая часть посвящена ситовидным элементам флоэмы (данное сообщение), вторая — паренхимным элементам.

Общая организация и развитие клетки. Ситовидные элементы (СЭ) флоэмы относятся к наиболее специализированным клеткам. Процесс их дифференциации характеризуется высоким темпом изменений. Созревание СЭ обычно длится не более нескольких суток. Период их функциональной активности, наоборот, в большинстве случаев очень продолжителен. Минимально он исчисляется одним вегетационным сезоном, максимально — десятками лет. В стеблях многолетних однодольных растений СЭ служат по 10 и более лет (Ervin, Evert, 1970), а у некоторых видов пальм — до 50 лет (Parthasarathy, Tomlinson, 1967; Zimmermann, 1973). Исключение в этом отношении составляют СЭ прото- и метафлоэмы, которые в случае развития вторичной флоэмы довольно быстро облитерируются.

Прокамбиальные клетки, развивающиеся в СЭ первичной флоэмы, обладают всеми типичными чертами клеток меристематических зон апексов. Они имеют крупное ядро с активным ядрышком, высокую плотность рибосом в цитоплазме, слабодифференцированные, но многочисленные органеллы: пластиды, митохондрии, диктиосомы, некоторое число небольших

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1981 г.

цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР). Камбиальные производные, развивающиеся в СЭ вторичной флоэмы, производят впечатление клеток, более подвинутых в своем развитии (Esau, 1969; Wooding, 1971). Это связано с большей специализацией самой меристематической ткани — камбия. В таких клетках, как правило, уже сформирована центральная вакуоль, органелл сравнительно немного, но они более дифференцированы, содержание рибосом в цитоплазме снижено.

Первый этап развития СЭ может быть охарактеризован как период роста, для которого справедливы все те закономерности структурного развития, которые свойственны большинству растущих клеток. Но есть и специфика: во-первых, определенная направленность их роста, во-вторых, нестабильность соотношения между ростом и растяжением. Прирост клеточного объема узких протофлоэмных элементов целиком связан с увеличением объемов нуклео- и цитоплазмы, процесс вакуолизации клеток незначителен (Buvat, 1968; Esau, Gill, 1972; Buvat, Robert, 1979). Более широкие СЭ метафлоэмы всегда в той или иной степени вакуолизируются в процессе своего развития, т. е. имеют фазу роста растяжением (Esau, 1969; Данилова, Телепова, 1981). Параллельно с увеличением ядерного и цитоплазматического объемов в растущей клетке возрастает численность органелл — пластид, митохондрий, диктиосом, элементов ЭР, в периферическом слое цитоплазмы формируется система микротрубочек (Cronshaw, 1974). Рибосомы цитоплазмы в этот период объединяются в полисомы (Singh, Srivastava, 1972).

В ходе дальнейшего развития начинает преобладать противоположная тенденция: цитоплазма и нуклеоплазма просветляются, численность органелл постепенно снижается. К моменту функциональной зрелости клетка полностью утрачивает ядро, диктиосомы, вакуоль (если она была); пластиды, митохондрии, ЭР частично сохраняются, но в сильно измененном виде. На завершающей стадии дифференциации одновременно с разрушением ядра происходит ряд изменений в структуре клеточной оболочки, что в конечном счете выражается в формировании ситовидных пластинок и полей. Не совсем ясна судьба цитоплазматических рибосом в этих клетках. Большинство исследователей считают, что рибосомы не сохраняются в зрелых СЭ (Cronshaw, 1974; Srivastava, 1975; Evert, 1977). Это мнение оспаривается K. Oparka (1980), и представленные им данные по протофлоэме *Oryza* довольно убедительны. Однако следует думать, что сохранение небольшого числа рибосом в зрелых клетках является скорее исключением из правила и может быть свойственно только СЭ протофлоэмы с коротким периодом функциональной активности.

Наличие некоторых органелл и плазмалеммы в зрелых СЭ указывает на то, что эти клетки, будучи лишенными ядра и рибосом, т. е. аппарата синтеза белков, в течение длительного времени остаются живыми — явление уникальное. Разрушение тонопласта, наблюдаемое при старении других типов растительных клеток, всегда имеет однозначный результат — смешение вакуолярной и цитоплазматической субстанций приводит к лизису белков цитоплазмы (Matile, 1975). Тем не менее некоторые авторы все же склонны считать содержимое зрелых СЭ цитоплазматическим (Thaine et al., 1975; Hoefert, 1980; Oparka, 1980). Другие исследователи оценивают состояние зрелых СЭ как «премортальное», «законсервированное» накануне некроза или на начальной его стадии (Parthasarathy, 1975; Курсанов, 1976). Способность безъядерных СЭ к синтезу некоторых соединений, необходимых для нормального функционирования сохраняющихся в клетке мембранных систем, большинство авторов объясняют общностью метаболизма СЭ и клеток-спутников (Weatherley, Johnson, 1968; Cronshaw, 1974, и др.). Объяснение логичное и, по-видимому, единственно возможное, но необычность такой ситуации вызывает целый ряд новых вопросов.

В отличие от СЭ флоэмы высших растений ситовидные клетки бурых водорослей в пору функциональной активности сохраняют нормальный протопласт с ядром, вакуолью, многочисленными органеллами, рибосомами (Ziegler, Ruck, 1967; Schmitz, Srivastava, 1975). Характер функционирования ситовидных клеток этих водорослей также иной, чем СЭ высших растений.

Клеточное ядро. Дискуссия относительно наличия ядра в зрелых СЭ имеет длительную историю. Уже в конце прошлого века мнения первых исследователей СЭ по этому вопросу расходились. A. Fischer (1885) охарактеризовал СЭ флоэмы как безъядерные клетки, однако E. Schmidt (1917) нашел основания с этим не согласиться. Спор на эту тему не закончен, хотя таксономический подход внес значительную долю ясности в эту проблему. Показано, что в зрелых СЭ большинства покрытосемянных ядро отсутствует (это в одинаковой мере относится к однодольным и двудольным). Но характер редукции ядра в период дифференциации клеток может быть разным. По данным K. Esau и R. Gill (1972), в дифференцирующихся СЭ протофлоэмы корня *Nicotiana* деструкция ядра осуществляется по типу хроматолиза: разрушение хроматина приводит к снижению электронной плотности нуклеоплазмы, одновременно с просветлением нуклеоплазмы быстро сокращается объем ядра. Последней сохраняется ядерная оболочка. После утраты содержимого она может целиком, или распадаясь на фрагменты, включаться в систему ЭР. Хроматолитический механизм разрушения ядра характерен также для СЭ протофлоэмы корня *Phaseolus* (Esau, Gill, 1971; Esau, 1978a), первичной флоэмы листа *Mimosa* (Esau, 1971, 1972), *Tetragonia* (Esau, Hoefert, 1971), *Lemna* (Melaragno, Walsh, 1976), *Thlaspi* (Hoefert, 1980). Другой вариант деструктивных изменений ядра описан на материале СЭ протофлоэмы корня *Hordeum* (Danilova, Telepova, 1978) и метафлоэмы листа *Zea* (Walsh, Evert, 1975). В этих клетках наблюдался типичный пикноз: слипание ядерного хроматина в компактные электронноплотные массы. Изменение структуры хроматина сопровождалось дроблением ядра на все более и более мелкие фрагменты, вплоть до полной его утраты. В метафлоэмных элементах корня *Hordeum* разрушение ядра было хроматолитическим (Данилова, Телепова, 1981). Таким образом, какой-либо определенной специфики прото- и метафлоэмных СЭ в этом отношении как будто нет.

СЭ вторичной флоэмы у большинства покрытосемянных также не имеют ядер. Исключение составляют некоторые древесные двудольные (*Ulmus* — Evert, Deshpande, 1969) и однодольные (*Palmae* — Parthasarathy, 1968), у которых в зрелых СЭ вторичной флоэмы найдены сильно редуцированные пикнотические ядра. В тех клетках, где ядра сохраняются, их редукция идет, как правило, по типу пикноза.

У голосемянных ядра чаще сохраняются в зрелых СЭ, и степень их деструктивных изменений варьирует в большем диапазоне. В зрелых ситовидных клетках *Juniperus*, *Larix*, *Picea* (Evert, Alfieri, 1965), *Metasequoia*, *Sequoia*, *Taxodium* (Evert et al., 1970) и *Ephedra* (Alosi, Alfieri, 1972) ядра обычно есть, причем они находятся на разной ступени деградации даже в соседних клетках. У *Pinus* (Murmanis, Evert, 1966; Wooding, 1966, 1968; Neuberger, Evert, 1974) ядра встречаются только в некоторых ситовидных клетках (авторы описывают их как «пикнотические», или «некротические», ядра). У *Welwitschia* (Evert et al., 1973a) ядра обычно сохраняются в ситовидных клетках, причем деградация их не заходит так далеко, как у перечисленных выше голосемянных. В ядрах зрелых клеток сохраняется периферическое распределение хроматина. Однако, по мнению авторов, и в этих клетках ядра не функционируют. У папоротникообразных ядра в СЭ не обнаружены, среди плауновых найдены у *Lycopodium* (Warmbrodt, Evert, 1974). Лептоиды мхов, как правило, содержат пикнотические ядра (Hébant, 1977).

Пластидом. Наличие пластид, аккумулирующих углеводы, в СЭ двудольных хорошо известно еще по данным световой микроскопии. Использование электронной микроскопии дало возможность убедиться, что эти пластиды имеют довольно примитивную структуру. Их мембранная система ограничивается двойной оболочкой и несколькими внутренними ламеллами. По мнению F. Wooding (1971), формирование тилакоидной системы в таких пластидах блокируется высоким содержанием углеводов. Действительно, в виде крахмала углеводы запасаются в пластидах СЭ двудольных в большом количестве, причем независимо от времени года. Цитохимия в сочетании с электронной микроскопией показала, что крахмал в пластидах СЭ представлен низкомолекулярной формой, имеющей множество α-1—6 связей (Palevitz, Newcomb, 1969). Диастаза и α-амилаза, обычно вызывающие гидролиз крахмала, в СЭ не оказывают такого действия. Число и величина крахмальных зерен непостоянны, наиболее распространенная форма — большие скопления мелких зерен (Behnke, 1975).

Представители некоторых семейств двудольных имеют в СЭ пластиды, накапливающие белковые фибриллы (*Beta* — Esau, 1967; *Tetragonia* — Esau, Hoefert, 1971). Кроме фибрилл, в строме таких пластид обычно встречаются электронноплотные сферические тела неизвестной природы. По мнению H.-D. Behnke (1971b), они тоже белковые и расходуются в процессе формирования фибрилл. У этих представителей двудольных крахмал в пластидах обычно отсутствует.

Пластиды СЭ большинства однодольных имеют запасные белки и не содержат крахмала (Behnke, 1972; Singh, 1976). Но в отличие от подобных пластид двудольных белки представлены здесь сразу двумя структурными формами: фибриллами и кристаллами (Behnke, 1975).

Пластиды СЭ голосемянных обычно содержат белковые фибриллы и кристаллы и сверх этого еще и крахмальные зерна (*Pinus* — Гамалей, 1973; Neuberger, Evert, 1974; *Pseudotsuga* — Gourret, Strullu, 1974; *Gnetum* и *Ephedra* — Behnke, Palival, 1973). Пластиды СЭ *Metasequoia* (Kollmann, 1965) и *Welwitschia* (Evert et al., 1973a) имеют только крахмальные зерна. В пластидах СЭ папоротников и плаунов не запасается ни белок, ни крахмал (Burr, Evert, 1973; Kruatrachue, Evert, 1974; Warmbrodt, Evert, 1974). Пластиды лептоидов мхов содержат только крахмал (Hébant, 1977).

Основываясь на обнаруженных различиях структуры пластид СЭ, Behnke (1975, 1977) предложил классифицировать их на запасающие крахмал — К-тип (S-type) и запасающие белок — Б-тип (P-type) и показал реальность использования этого признака для систематики высших растений. В соответствии с этой классификацией у большинства двудольных пластиды СЭ представлены К-типом, у однодольных — Б-типом. Для голосемянных, папоротников, низших сосудистых растений такая классификация менее пригодна: у одних из них в пластидах СЭ могут одновременно запасаться и крахмал, и белок, у других — ни то, ни другое.

Все исследователи, которые интересовались развитием структуры пластид в СЭ, отмечают, что ее изменения в ходе дифференциации СЭ носят деградационный характер (Buvat, 1968; Esau, Cronshaw, 1968a; Evert, Deshpande, 1971; Hoefert, 1980, и др.). Пластиды прокамбиальных клеток имеют плотный матрикс, содержащий большое число рибосом. По мере дифференциации СЭ матрикс просветляется, рибосомы исчезают, одновременно идет накопление крахмальных и (или) белковых включений. В зрелых СЭ матрикс пластид обычно прозрачен независимо от типа включений. Деградация пластидома имеет и количественное проявление — численность пластид в клетке по мере ее дифференциации заметно снижается (Buvat, 1968; Warmbrodt, Evert, 1974). Тем не менее некоторое число пластид сохраняется к моменту созревания СЭ. Стабильно ли это число в зрелом СЭ или оно продолжает постепенно снижаться — вопрос, по которому мнения исследователей расходятся. На материале ситовидных клеток хвойных ряд авторов отмечали постепенное разрушение пластид в зрелых СЭ (Campbell, 1972; Гамалей, 1973). Эти данные были подвергнуты сомнению Behnke (1973a), который предположил, что наблюдаемое разрушение пластид является препарационным артефактом. Появление новых публикаций, содержащих описание процесса разрушения пластид в зрелых

СЭ (Murmanis, 1974; Gourret, Strullu, 1974; Hoefert, 1980), подтверждает правильность первой точки зрения.

Хондриом. Митохондрии, так же как и пластиды, присутствуют в СЭ в течение всего их жизненного цикла. В период роста будущих СЭ их число увеличивается, на заключительном этапе дифференциации и в зрелых клетках — сокращается. Согласно сообщению R. Buvat (1968), последнее происходит в результате контролируемого локального автолиза (принцип контроля неясен).

Характерной особенностью структуры зрелых СЭ является париетальное расположение органелл. Это относится и к митохондриям (Esau, Cronshaw, 1968a; Esau, 1978a). Обычно они выглядят прикрепленными к периферическим мембранам СЭ, но не к самой плазмалемме, а к подстилающей цистерне ЭР. Не исключена возможность наличия в этих участках комплексного мембранного контакта: плазмалемма—ЭР—внешняя мембрана митохондрии. В некоторых случаях цистерны ЭР образуют обкладку вдоль всей поверхности органеллы (Esau, 1978a; Israel et al., 1980). Внутренняя структура митохондрий по мере созревания СЭ изменяется в направлении приближения к конденсированной форме: кристы расширяются, матрикс уплотняется, в нем появляются многочисленные интрамитохондриальные гранулы. Такая структура органелл свидетельствует о том, что, несмотря на общую деградацию хондриома в зрелых СЭ, функциональная активность сохраняющихся органелл продолжает оставаться довольно высокой. У всех изученных растений митохондрии СЭ имеют одинаковую структуру, таксономическая специфика в этом отношении неизвестна.

Эндоплазматический ретикулум. ЭР в молодых СЭ представлен цистернами гранулярного типа. По мере дифференциации клеток рибосомы разрушаются и гладкомембранные элементы перестраиваются, объединяясь в группы. Так образуются пачки цистерн — форма агранулярного ЭР настолько своеобразная и специфичная для СЭ покрытосемянных растений, что для ее обозначения введен специальный термин — «ретикулум ситовидных элементов» («sieve element reticulum» — Esau, Cronshaw, 1968b). Первоначально цистерны агранулярного ЭР группируются близ ядерной оболочки и оболочек пластид и вступают в контакт с их мембранами. Эти структуры играют роль центров концентрации ретикулярных цистерн (Esau, 1972). По мере того, как ядро разрушается, а пластиды деградируют, пачки цистерн смещаются к клеточной поверхности и занимают париетальную позицию. Внутри каждой пачки цистерны ориентированы одинаково, параллельно или перпендикулярно клеточной поверхности (Esau, 1972). Цистерны связаны с плазмалеммой и между собой щелевыми контактами (в редких случаях они объединяются плотно и имеют сходство с гранами хлоропластов — Hébant, 1977). На заключительном этапе дифференциации, по мере разрушения большинства органелл, пачки гладкомембранных цистерн становятся доминирующим структурным компонентом клеток. Это положение сохраняется и в зрелых клетках, но общая численность ретикулярных элементов в зрелой клетке тоже постепенно сокращается. Показано, что высокая фосфатазная активность, характерная для СЭ, локализована на мембранах ЭР (Esau, Charvat, 1975).

Разница между СЭ однодольных и двудольных по данному признаку только количественная: в СЭ однодольных ЭР занимает меньший объем (Singh, Srivastava, 1972; Behnke, 1973b). Такое же различие существует между СЭ разных частей флоэмы — число пачек цистерн ЭР в СЭ протофлоэмы больше, чем в СЭ метафлоэмы (Данилова, Телепова, 1981).

У голосемянных ЭР зрелых СЭ имеет иную структуру, хотя основная тенденция его развития в ходе дифференциации клеток и здесь состоит в преобразовании гранулярной формы в агранулярную (Behnke, Palival, 1973; Evert et al., 1973a). На завершающем этапе дифференциации агранулярный ЭР также становится доминирующим структурным компонентом клеток, но представлен не пачками цистерн, а довольно хаотическими скоплениями пузырьков самого разного размера. Такие скопления локализованы либо около пикнотического ядра (если оно сохраняется), либо около ситовидных полей клеточной оболочки (Гамалей, 1973). Некоторые авторы описывают ЭР, наблюдаемый в ситовидных клетках голосемянных, как «интенсивный мембранный лабиринт» (Parameswaran, 1971; Israel et al., 1980). По данным D. Neuberger и R. Evert (1974), к моменту завершения дифференциации ситовидных клеток ЭР и в них занимает париетальную позицию, большие скопления его элементов характерны только для клеточных вершин.

ЭР зрелых СЭ папоротников (Liberman-Maxe, 1971) и плаунов (Warmbrodt, Evert, 1974) исследователи описали в тех же терминах, что и ЭР ситовидных клеток голосемянных. В лептоидах мхов встречаются и пачки цистерн, и скопления пузырьков. C. Hébant (1977) считает, что ЭР в этих клетках представляет собой мембранный лабиринт независимо от того, какие формы его преобладают. В качестве основного свойства мембран ретикулума СЭ он выдвигает агглютинирующую их способность.

Не совсем обычное явление обнаружено в СЭ *Isoëtes* (Kruatrachue, Evert, 1974). В молодых клетках в локальных расширениях цистерн гранулярного ЭР происходит накопление запасного белка в виде фибрилл и кристаллов. По мере дифференциации клеток цистерны, содержащие белок, теряют рибосомы и мигрируют к клеточной поверхности, а на завершающей стадии распадаются, выделяя белковые кристаллы в полость клетки.

Аппарат Гольджи. Диктиосомы и производные от них структуры (пузырьки Гольджи, вакуоли Гольджи) обнаружены в СЭ всех изученных растений только в период их дифференциации (Buvat, 1968; Evert, Eichhorn, 1974b; Danilova, Telepova, 1978; Buvat, Robert, 1979, и др.). Показано, что максимальная активность диктиосом совпадает по времени с периодом наиболее интенсивного утолщения оболочки СЭ (и то, и другое характерно для сравнительно молодых клеток). По данным М. Ф. Даниловой и М. Н. Телеповой (1981), аппарат Гольджи в СЭ протофлоэмы более развит, чем в СЭ метафлоэмы, соответственно в них и утолщение оболочки достигает бóльших размеров. Корреляция между степенью развития аппарата Гольджи и интенсивностью отложения оболочки характерна для всех типов растительных клеток.

Флоэмный белок (Ф-белок). Наличие внутри созревающих СЭ особых включений — «слизевых тел», а внутри зрелых СЭ — производной от них «слизи» еще в конце прошлого века было установлено в качестве одного из наиболее специфических свойств клеток данного типа (Strasburger, 1891; Baccarini, 1892). Определение химической природы включений и выяснение их тонкой структуры стали предметом целого ряда современных исследований.

Первые же гистохимические исследования показали, что этот компонент имеет белковую природу (Cronshaw, Esau, 1967), в связи с этим термин «слизь», применяемый обычно к углеводным выделениям, было решено заменить термином «флоэмный белок» («Ф-белок», «Ф-белковое тело»). Использование электронной микроскопии привело к установлению трубчатой и фибриллярной структуры флоэмного белка. Трубочки и фибриллы могут быть нескольких типов и встречаются в различных комбинациях в виде плотных скоплений или диффузно рассеяны по всей клетке — это составляет основу разнообразия структурных вариаций Ф-белка, наблюдаемого на разных этапах развития клеток и у разных растений (Cronshaw, 1975).

У большинства двудольных в цитоплазме молодых СЭ возникают Ф-белковые тела, претерпевающие по мере дифференциации клеток ряд структурных преобразований, связанных с конформационными изменениями белковых субъединиц. Первоначально Ф-белковое тело обнаруживается как небольшая компактная группа трубочек, ориентированных параллельно продольной оси СЭ (Steer, Newcomb, 1969; Hoefert, 1979). По мере развития клетки аналогичные трубочки продолжают возникать по периферии Ф-белкового тела, что приводит к увеличению его размеров. В конечном счете оно может достигать 15—30 мкм в длину и занимать до половины объема цитоплазмы (Wergin, Newcomb, 1970). Но чаще процесс завершается формированием нескольких более мелких тел (Hoefert, 1979; Гамалей, 1980), кристаллическая природа которых не оставляет сомнений: трубочки упакованы плотно с постоянным интервалом. К моменту созревания СЭ Ф-белковые тела становятся более рыхлыми и затем распадаются (это происходит одновременно с разрушением ядра в СЭ). При распадении тел трубочки рассыпаются на тонкие фибриллы, которые рассеиваются, заполняя все внутреннее пространство клетки. В форме фибрилл Ф-белок является постоянным компонентом зрелых СЭ. Основная масса фибрилл сохраняет продольную ориентацию, часть из них может быть собрана в продольные сравнительно плотные тяжи (Cronshaw, 1975). В зрелых СЭ некоторых двудольных наряду с фибриллами встречаются и группы трубочек (Esau, 1969).

Использование специальной техники увеличения электронномикроскопических изображений позволило тщательно исследовать структуру трубочек Ф-белковых тел (Parthasarathy, Mühlethaler, 1969). Оказалось, что каждая трубочка состоит из 6 линейных субъединиц, имеющих диаметр 6—7 нм. Нити линейных субъединиц составлены из множества сферических субъединиц того же диаметра. Уложенные спирально, линейные субъединицы образуют тело трубочки, общий диаметр которой 18—22 нм, толщина стенки 6—7 нм, длина 3—4 мкм. В период разрушения Ф-белкового тела трубочки распадаются на отдельные линейные субъединицы или пары, в результате чего возникают Ф-белковые фибриллы, имеющие соответственно диаметр 6—7 или 12—14 нм. Основываясь на наблюдениях спиральной организации линейных субъединиц, M. Parthasarathy и K. Mühlethaler (1969) предложили модель поэтапной трансформации трубочек в фибриллы. Спиральная структура Ф-белковых фибрилл подтверждена и в ряде других работ (Evert, Deshpande, 1969; Behnke, 1971a; Siddiqui et al., 1974). Согласно данным A. Siddiqui и соавторов (1974), фибриллы Ф-белка, как правило, представляют собой двойную спираль, составленную из двух линейных субъединиц.

Помимо трубчатой и фибриллярной форм Ф-белка, описана еще гранулярная (глобулярная) форма (Oberhaüser, Kollmann, 1977; Hoefert, 1980), но ее онтогенетическая связь с первыми двумя формами твердо не установлена. Не исключено, что эти формы могут существовать одновременно, независимо друг от друга. По крайней мере показано, что гранулярные и трубчатые Ф-белковые тела разрушаются раздельно протеолитическими ферментами (Oberhaüser, Kollmann, 1977).

Разноречивые сведения имеются относительно образования Ф-белка. Синтез исходных белков и сборка из них трубочек связываются с возникновением в цитоплазме зон скопления рибосом и пузырьковых скоплений ретикулярного и диктиосомного происхождения. По степени причастности к образованию трубочек выделяются либо рибосомы цитоплазмы (Cronshaw, Esau, 1967; Behnke, 1969; Esau, 1978b), либо рибосомы небольших цистерн ЭР (Wooding, 1969), либо так называемые игольчатые пузырьки (Steer, Newcomb, 1969; Esau, Gill, 1970). M. Steer и E. Newcomb (1969) настаивают на том, что наиболее тесная связь наблюдается между трубочками и игольчатыми пузырьками. По их данным, увеличение числа трубочек в формирующемся Ф-белковом теле сопровождается сокращением числа игольчатых пузырьков вокруг него. K. Esau и R. Gill (1970) в связи с этим отметили, что образование Ф-белкового тела часто можно наблюдать и в тех клетках, где игольчатые пузырьки обнаружить не удается (паренхимные элементы флоэмы). По мнению B. Deshpande (1974b) и L. Hoefert (1979), вопрос о причастности игольчатых пузырьков к формированию Ф-белковых тел остается открытым даже для тех клеток, в которых тесная ассоциация этих пузырьков с Ф-белковыми телами очевидна; прямое отношение рибосом цитоплазмы к синтезу исходного для формирования трубочек белка они считают несомненным. Эти предположения относятся к тому случаю, когда Ф-белковое тело формируется в цитоплазме. У некоторых двудольных образование трубочек и сборка из них белковых кристаллов могут происходить в нуклеоплазме (*Tilia* — Evert, Deshpande, 1970; *Amsinckia* — Esau, Magyarosy, 1979) или в цистернах ЭР (*Thlaspi* — Hoefert, 1975). Авторы этих сообщений не вполне уверены в том, что эти кристаллы идентичны цитоплазматическим Ф-белковым телам, но считают, что по развитию они сходны с ними.

У представителей других таксонов сосудистых растений образование структур, подобных Ф-белку двудольных, может быть связано с синтезом и накоплением трубочек (или фибрилл) в нуклеоплазме (*Platycerium* — Evert, Eichhorn, 1974a), в строме пластид (*Pinus* — Campbell, 1972; Гамалей, 1973; *Pseudotsuga* — Gourret, Strullu, 1974), внутри цистерн гранулярного ЭР и в мелких вакуолях (*Isoëtes* — Krautrachue, Evert, 1974). По мере созревания СЭ эти органеллы разрушаются, выделяя фибриллы (или трубочки, распадающиеся на фибриллы) в полость клетки. Перечисленные данные дают основание предполагать, что синтез Ф-белка не является специфической функцией цитоплазмы или какой-то из органелл; структурные единицы Ф-белка, вероятно, могут синтезироваться или накапливаться в любом компартменте дифференцирующейся клетки. Дальнейшие конформации Ф-белка вызываются изменениями внутриклеточной среды при созревании клетки и могут быть специфичны в разных частях флоэмы и у разных растений (Palevitz, Newcomb, 1971; Cronshaw, 1975).

По мнению W. Eschrich (1977), вопрос о происхождении Ф-белкового компонента СЭ должен ставиться шире, чем обсуждение возможных механизмов его синтеза и сборки в период дифференциации клеток. Он приводит данные, полученные методом авторадиографии (Nuske, Eschrich, 1976), показывающие, что: 1) Ф-белок СЭ имеет высокую скорость оборота и, следовательно, не может синтезироваться только в период дифференциации клеток; 2) 80% его синтезируется в зрелой, а не в дифференцирующейся флоэме; 3) синтез предшественников Ф-белка в зрелой флоэме локализован в клетках-спутниках. Есть указания, что в паренхимных клетках флоэмы некоторых растений может происходить и сборка Ф-белковых структур (Esau, 1969; Esau, Gill, 1970).

В работах большинства исследователей много внимания уделяется топографии Ф-белка в зрелых СЭ (этот вопрос важен для понимания его функции). Несколько вариантов распределения фибрилл в СЭ описаны в одной из первых электронномикроскопических работ по Ф-белку (Cronshaw, Esau, 1968). Согласно данным этих авторов, в некоторых клетках Ф-белковые фибриллы распределены более или менее равномерно; они собраны в продольные тяжи, которые проникают из клетки в клетку через поры ситовидной пластинки. В других клетках фибриллы располагаются в виде нескольких разобщенных групп. Авторы более поздних работ (Johnson, 1969; Behnke, 1971a; Walker, Thaine, 1971; Robidoux et al., 1973; Cronshaw, 1975, и др.) считают, что фибриллы всегда собраны в тяжи, располагающиеся париетально и ориентированные продольно; все другие наблюдаемые варианты топографии фибрилл являются артефактными. Однако на примере флоэмы листа *Scopolia* (Гамалей, 1978, 1980) показано, что распределение Ф-белковых фибрилл в СЭ может быть различным в разных частях флоэмы. СЭ мелких жилок листа свойственны париетальное или сетчатое распределение фибрилл. В первом случае фибриллы встречаются только вблизи плазмалеммы, образуя довольно характерное окаймление, центральная часть клетки сохраняется свободной от фибрилл. В случае сетчатого распределения степень насыщения клетки фибриллами тоже довольно низкая, но распределены фибриллы по клетке равномерно. При париетальном или сетчатом распределении Ф-белка продольно-осевая ориентация фибрилл строго не соблюдается. В крупных жилках и черешке листа насыщение СЭ фибриллами выше, они собраны в тяжи и ориентированы продольно. Во всех СЭ наиболее высокая концентрация фибрилл наблюдается в районах ситовидных пластинок, причем часто только с одной их стороны — многие исследователи оценивают это тоже как результат препарационных изменений (Johnson, 1968; Cronshaw, 1970; Siddiqui et al., 1974).

Значительные усилия были предприняты для выделения и изучения химической природы Ф-белка (Weber et al., 1974; Sabnis, Hart, 1979; Куликова и др., 1980; Thompson, 1980, и др.). Авторы биохимических работ пока не пришли к единому мнению относительно универсальности этого компонента СЭ. Часть исследователей считают, что Ф-белок однообразен, выполняет у всех растений одну и ту же функцию и близок по своей природе к сократительным белкам — актинам (Fensom, 1975; Куликова и др., 1980). Другие авторы приводят данные, свидетельствующие об отсутствии сходства Ф-белка с актинами (Sabnis, Hart, 1979; Aikman, 1980; Thompson, 1980). R. Thompson (1980), например, считает, что актиноподобные белки присутствуют во флоэме, но характерны главным образом для клеток-спутников и молодых СЭ и не имеют ничего общего с Ф-белком зрелых СЭ. По мнению D. Sabnis и J. Hart (1979), анализировавших белки, выделенные из флоэмного эксудата разных растений, Ф-белок покрытосемянных не является универсальным компонентом, к нему относится большая группа белков, различающихся по заряду, размерам и составу субъединиц; судить о специфичности их для СЭ пока трудно. Такого же мнения придерживаются и авторы некоторых электронномикроскопических работ (Hoefert, 1975, 1980; Esau, Magyarosy, 1979).

Сократительным белкам животных клеток приписывается значительная роль в транспортных процессах. По аналогии предполагается, что Ф-белковые фибриллы могут быть сократительными элементами, создающими в результате продольных колебаний движущую силу для направленного тока растворов по флоэме (Fensom, 1975; Курсанов, 1976; Куликова и др., 1980, и др.). Важным для этой гипотезы является вопрос о механизме закрепления системы сократительных элементов в клетке. Представляется, что такая система способна функционировать только в том случае, если фибриллы или составленные из них тяжи закреплены одним из концов на плазмалемме. Результаты наблюдений в этом отношении как будто подтверждают данную гипотезу (Spanner, Jones, 1970; Lawton, Newman, 1979; Гамалей, 1980). При париетальном размещении фибрилл в клетке их контакт с плазмалеммой очевиден. При наличии в полости СЭ сетки из фибрилл закреплены на плазмалемме только крайние из них, остальные связаны друг с другом. Тяжи, составленные из множества фибрилл, обычно не примыкают непосредственно к плазмалемме, но соединены с ней через сеть одиночных фибрилл.

До сих пор остается невыясненным, все ли высшие растения имеют Ф-белок. В отношении двудольных картина представляется более или менее ясной: большинство зрелых СЭ этих растений содержат Ф-белок. У однодольных Ф-белок встречается реже, у многих из них он вообще не обнаружен (см.: Parthasarathy, 1975). Сведения по голосемянным противоречивы. У *Pinus* (Parameswaran, 1971; Campbell, 1972; Гамалей, 1973) и *Pseudotsuga* (Gourret, Strullu, 1974) структурный компонент, сравнимый с Ф-белком покрытосемянных, существует. Исследования ситовидных клеток *Metasequoia* (Kollmann, 1965), *Gnetum* и *Ephedra* (Behnke, Palival, 1973), *Welwitschia* (Evert et al., 1973a) не дали положительного результата в этом отношении. Среди других групп сосудистых растений Ф-белок найден у *Platycerium* (Evert, Eichhorn, 1974a) и *Selaginella* (Burr, Evert, 1973), не обнаружен у *Lycopodium* (Warmbrodt, Evert, 1974). Исследование вопроса о распространенности Ф-белка в пределах отдельных таксонов не доведено до конца. В том случае, если у некоторых групп сосудистых растений Ф-белок так и не будет найден, нет оснований искать для них принципиально отличный механизм транспорта эксудата, как это считают некоторые авторы (Evert et al., 1973a). Система сократительных элементов может оказаться лишь вспомогательным механизмом транспорта, увеличивающим пропускную способность флоэмы за счет повышения скорости тока на отдельных участках (Fensom, 1975; Курсанов, 1976). В этом случае наличие или отсутствие Ф-белка может интерпретироваться как показатель уровня специализации СЭ флоэмы у разных групп растений.

Плазмалемма. Наличие плазмалеммы в зрелых СЭ было экспериментально установлено W. Schumacher (1939) и H. Currier с сотрудниками (1955), которые показали способность этих клеток к плазмолизу. Авторы электронномикроскопических работ нашли основания считать, что плазмалемма здесь не совсем обычна (Esau, 1969; Parthasarathy, 1975; Evert, 1977). В ходе развития СЭ она подвергается изменениям, свойственным только данному типу клеток. Структурно это выражается в образовании контактов с выстилающими ее цистернами ЭР и Ф-белковыми фибриллами. Приведенные в предыдущих разделах данные показывают, что эти клеточные компоненты — плазмалемма, ЭР и фибриллы Ф-белка — имеют различное происхождение, тем не менее в зрелых СЭ они объединяются настолько тесно, что могут рассматриваться как единый структурный комплекс (Spanner, Jones, 1970; Cronshaw, 1974, и др.). У некоторых растений в контакт с плазмалеммой вступает сохраняющийся в зрелых СЭ тонопласт (Walsh, Evert, 1975; Melaragno, Walsh, 1976).

Вакуоль и тонопласт. Развитие вакуоли в период дифференциации большинства СЭ (за исключением протофлоэмных) происходит так же, как и в других растущих клетках. Но зрелые СЭ как будто вакуоли не имеют. О разрушении тонопласта в ходе созревания СЭ писал еще A. Crafts (1933), основываясь на материалах оптических наблюдений; в настоящее время это утверждается многими авторами электронномикроскопических работ (Wark, Chambers, 1965; Cronshaw, 1974; Hoefert, 1980; Данилова, Телепова, 1981, и др.). Но полной уверенности нет, ряд авторов продолжают сомневаться в очевидности разрушения тонопласта на завершающей стадии дифференциации СЭ (Tamulevich, Evert, 1966; Walsh, Evert, 1975; Parthasarathy, 1975). S. Tamulevich и R. Evert (1966), например, считают, что тонопласт существует в зрелых СЭ, но в большинстве случаев не сохраняется при препарации материала для электронной микроскопии ввиду своей исключительной «чувствительности», и именно последнее свойство и составляет специфику тонопласта СЭ. Это предположение частично подтверждено в более поздних работах (Evert, Deshpande, 1969; Walsh, Evert, 1975; Melaragno, Walsh, 1976, Walsh, 1980), позволяющих заключить, что по крайней мере у некоторых растений в зрелых СЭ сохраняются интактные вакуоли. Есть и другая причина для сомнений. Преобразование цитоплазмы молодых СЭ в «миктоплазму» (Engleman, 1965) зрелых СЭ должно быть связано с высокой гидролитической активностью в клетке. Однако она не выходит из-под контроля, автолиз не перерастает в «глобальный» процесс, о чем свидетельствует сохранность плазмалеммы и части органелл в зрелых клетках (в этом принципиальное отличие СЭ от трахеальных элементов). Каким образом обеспечивается контроль, если тонопласт на заключительной стадии дифференциации разрушается, непонятно; в других растительных клетках разрушение тонопласта неизбежно ведет к их гибели (Matile, 1975).

С точки зрения эндомембранной концепции D. Morré и H. Mollenhauer (1974) кажется вообще не совсем последовательным утверждать отсутствие вакуолярной мембраны в зрелых СЭ, признав наличие в них мембран ЭР. Известная онтогенетическая общность вакуолярной мембраны и мембран ЭР дает право обсудить возможность выполнения функций тонопласта париетальными цистернами ЭР. Эти цистерны почти сплошь выстилают внутреннюю поверхность плазмалеммы. Во многих случаях характер их изображения на электронномикроскопических снимках таков, что создается полное впечатление наличия в клетке второй мембраны, расположенной рядом с плазмалеммой. Не исключено, кроме того, что в живых клетках мембраны ЭР являются более непрерывными, чем в фиксированном материале. По-видимому, именно это и имели в виду Tamulevich и Evert

(1966), рассматривая разрушение тонопласта в СЭ как препарационный артефакт. Такого же мнения придерживаются и те исследователи, которые определили ЭР ситовидных элементов как единый мембранный лабиринт (Kollmann, 1965; Parameswaran, 1971).

Для того чтобы решить, чем является мембранный комплекс, расположенный в зрелых СЭ на границе с клеточной оболочкой, — плазмалеммой, тонопластом или тем и другим одновременно, следует ответить на не менее важный вопрос: к чему ближе миктоплазма СЭ — к цитоплазматической или вакуолярной субстанции? По происхождению в период развития клетки, по структуре и химическому составу она кажется более близкой к содержимому вакуолей (есть и противоположное мнение — Thaine et al., 1975). Если версия о вакуолярной природе содержимого СЭ окажется верной, то, во-первых, мембранный комплекс, расположенный на границе с клеточной оболочкой, более заслуживает аналогии с тонопластом, во-вторых, симпластический транспорт по флоэме должен быть конкретизирован как транспорт по эндомембранной системе, составленной из ретикулярных и вакуолярных элементов клеток, входящих в состав этой ткани.

В СЭ протофлоэмы, формирующихся из прокамбиальных клеток, центральная вакуоль обычно не образуется, процесс их вакуолизации ограничивается формированием мелких вакуолей (Buvat, 1968; Danilova, Telepova, 1978). СЭ метафлоэмы и вторичной флоэмы с самого начала сильно вакуолизированы, и по мере дифференциации центральная вакуоль в них продолжает расти, постепенно занимая весь клеточный объем (Evert, Deshpande, 1971; Wooding, 1971). Указанное различие, по-видимому, не слишком принципиально, так как в окончательном виде структура зрелых СЭ первичной и вторичной флоэмы более или менее одинакова. Сущность преобразования цитоплазмы в миктоплазму в обоих случаях заключается в лизисе и оводнении ее, различия могут сводиться лишь к форме организации автолитического процесса. Вопрос о судьбе вакуоли и вакуолярной мембраны в СЭ остается открытым и очень актуальным для понимания многих структурных и функциональных особенностей СЭ.

Клеточная оболочка. Клеточная оболочка прокамбиальных и камбиальных клеток, дифференцирующихся в СЭ, первоначально тонка и перерезана лишь группами плазмодесм. Плазмодесмы уже в период заложения имеют характерную групповую топографию; они сосредоточены главным образом на стенках, общих с клетками-спутниками и соседними СЭ (Esau, 1969). По мере дифференциации клетки ее оболочка наращивается в толщину, одновременно идет формирование специфических для СЭ структур — ситовидных полей и ситовидных пластинок. Утолщение оболочки позволяет довольно рано определить будущие СЭ. На свежих срезах, наблюдаемых в световой микроскоп, утолщенная оболочка имеет характерное только для СЭ свечение, что дало основание назвать ее «перламутровой оболочкой» (Esau, Cheadle, 1958). Большая толщина оболочки помогает и на электронномикроскопических изображениях легко отличить будущие СЭ среди клеток проводящего пучка. Конечный объем утолщения может быть разным, в некоторых СЭ утолщение оболочки занимает почти весь просвет клетки (Esau, 1969). По данным Даниловой и Телеповой (1981), СЭ протофлоэмы имеют более толстую оболочку, чем СЭ метафлоэмы. Последние могут не обнаруживать и перламутрового свечения. Микрофибриллярная структура утолщения детально изучена с помощью поляризационной микроскопии (Chafe, Doohan, 1972), электронной микроскопии (Behnke, 1971a; Evert, 1976, и др.) и гистохимии (Scheirer, 1977). Показано, что продольные стенки оболочки зрелых СЭ являются многослойными, в высокой степени анизотропными и имеют перекрестно-спиральную текстуру слоев целлюлозных микрофибрилл. Последние ориентированы под углом, превышающим 45°, к длинной оси клетки. Показатели процентного соотношения целлюлозы, гемицеллюлоз и пектинов в оболочке СЭ различаются в разных частях флоэмы и у разных растений;

сравнительно высокий процент целлюлозы характерен для всех СЭ. Согласно наблюдениям J. Cronshaw (1974), формирование перламутрового утолщения в СЭ связано с разрушением системы микротрубочек в периферической цитоплазме. Это принципиально отличает механизм отложения утолщения в СЭ и трахеальных элементах и волокнах (у последних система микротрубочек сохраняется и имеет определенное влияние на микрофибриллярную структуру утолщения, экспериментальное удаление микротрубочек приводит к формированию уродливого утолщения).

Ситовидные пластинки и поля. Ситовидные трубки покрытосемянных растений имеют и ситовидные пластинки, и ситовидные поля. Первые располагаются на поперечных стенках клеточной оболочки, вторые — на продольных (на границе со спутниками формируются односторонние поля, на границе между двумя СЭ — двусторонние). В ситовидных клетках голосемянных встречаются только ситовидные поля. Структура ситовидной пластинки в общих чертах хорошо известна: это стенка с отверстиями, ограниченными плазмалеммой. Отверстия ситовидной пластинки — результат дифференциации плазмодесм. Ситовидные поля имеют более разнообразную структуру. Составляющие их элементы могут сохранять разную степень сходства с плазмодесмами, в СЭ некоторых растений их отличие от плазмодесм по диаметру канала минимально (Evert, 1976).

Электронномикроскопические работы сделали более ясными представления о формировании отверстий ситовидных пластинок и полей (Wark, Chambers, 1965; Esau, 1969; Deshpande, 1974а, и др.). Развитие сита начинается с отложения каллозы вдоль поверхности плазмодесм. Отложение каллозы идет более активно вблизи клеточной поверхности, в результате диаметр каллозного окаймления оказывается минимальным в районе срединной пластинки и максимальным у поверхности оболочки. Материал оболочки вокруг плазмодесм подвергается лизису, освобождая место для каллозных отложений, диаметр которых продолжает увеличиваться. Заключительным актом в процессе образования отверстий является расширение плазмодесменных каналов вследствие частичного или полного удаления каллозы.

В связи с попытками выяснить механизм передвижения эксудата по флоэме многие работы были посвящены изучению внутренней структуры отверстий ситовидных пластинок и полей. Вопрос, открыты отверстия ситовидных пластинок в функционирующих СЭ или закупорены «слизью», поставил еще Fischer (1885). Первые электронномикроскопические работы как будто бы дали материал в пользу закупорки отверстий Ф-белком (Esau, Cronshaw, 1967; Cronshaw, Anderson, 1969). Однако позже удалось показать, что закупорка отверстий является препарационным артефактом, в прижизненном состоянии Ф-белковые тяжи свободно проникают через отверстия ситовидной пластинки, не закупоривая их (Anderson, Cronshaw, 1969; Behnke, 1971а; Hogben, Spanner, 1977; Eschrich, 1977, и др.). D. Lawton и Y. Newman (1979) сделали еще одно уточнение: Ф-белковые тяжи свободно пронизывают отверстия ситовидных пластинок в функционирующих СЭ, а в старых, нефункционирующих — закупоривают их.

В СЭ часто наблюдается приуроченность ЭР к отверстиям ситовидных пластинок и полей (Esau, Cheadle, 1965; Esau, 1969). Связь элементов ЭР с плазмодесмами и позже с отверстиями ситовидной пластинки сохраняется на протяжении всего периода дифференциации и в зрелых клетках (Esau, 1969; Singh, Srivastava, 1972; Deshpande, 1974а). Их концентрация в районах ситовидных пластинок и полей, как правило, выше, чем в остальных частях клетки. Функциональные взаимоотношения ЭР с плазмодесмами и отверстиями ситовидных пластинок до конца неясны, но очевидно, что элементы ЭР так же, как и Ф-белок, не закупоривают ни плазмодесм, ни, позже, отверстий ситовидных пластинок. Есть некоторые основания считать, что элементы ЭР имеют отношение к метаболизму клеточной оболочки, в частности к изменениям содержания каллозы в ситовидных пластинках и полях (Cronshaw, 1974).

Приведенные сведения получены преимущественно на материале покрытосемянных растений. Данные по структуре и развитию ситовидных полей голосемянных более скудны (см.: Esau, 1969; Wooding, 1971). Отличительной особенностью ситовидных полей голосемянных являются значительные по объему полости в тех участках, где отверстия пересекают срединную пластинку оболочки (срединные лакуны). Эти лакуны, как и весь район клетки вблизи ситовидного поля, заполнены скоплениями пузырьковых элементов ЭР и Ф-белковыми фибриллами (Гамалей, 1973; Neuberger, Evert, 1975). Срединные лакуны образуются в период дифференциации клетки в результате объединения мелких срединных расширений, возникающих внутри плазмодесм (подобное явление иногда имеет место и при формировании сложных ситовидных пластинок покрытосемянных — Esau, 1969). В СЭ папоротников, плаунов, мхов найдены ситовидные поля, структура которых сходна со структурой ситовидных полей голосемянных (Liberman-Maxe, 1971; Warmbrodt, Evert, 1974; Hébant, 1977).

Как аналог сита СЭ высших растений можно рассматривать поперечную стенку ситовидных клеток бурых водорослей. Ее структура представляет интерес в связи с обнаруженными различиями цитоплазматической организации СЭ у высших растений и водорослей. Поперечная стенка в этих клетках представляет собой единое поровое поле, в котором насчитывается от 20 до 30 тысяч плазмодесм нормальной структуры; каждая плазмодесма окружена каллозным чехлом (Went et al., 1973; Schmitz, Srivastava, 1975). В этом отношении различие оказалось не столь существенным, что подтвердило возможность отнесения этих клеток к типу СЭ.

Каллоза. Каллоза в том или ином количестве всегда встречается в препаратах флоэмы. Вариации ее количества, как полагают, связаны с изменениями функционального состояния СЭ. В молодых СЭ ее сравнительно много, это связано, как отмечено выше, с формированием отверстий ситовидных пластинок и полей на основе плазмодесм. При созревании СЭ наблюдается некоторое снижение количества каллозы (Cronshaw, 1970; Behnke, 1971a; Singh, Srivastava, 1972, и др.). Исключение составляют данные R. Evert с соавторами (1973b) для *Welwitschia*, в СЭ которой наблюдалось увеличение количества каллозы к моменту созревания. В зрелой флоэме количество каллозы не сохраняется постоянным, оно подвержено значительным колебаниям, но в целом обычно невелико. В период старения СЭ, когда их функциональная активность снижается, количество каллозы опять повышается («дефинитивная каллоза» —Esau, 1969). В эту пору каллоза может откладываться в виде сплошного слоя с обеих сторон ситовидной пластинки («каллозные подушечки»). Если флоэма находится в состоянии зимнего покоя, при ее реактивации весной количество каллозы в СЭ сокращается и временно нарушенная каллозными отложениями непрерывность клеток восстанавливается (Esau, 1969).

Каллоза — углевод, характерный не только для СЭ. Ее функциональная роль в растительных клетках пока не вполне ясна и, по-видимому, многообразна. Установлено, что образование каллозы является общей раневой реакцией клеток различного типа, клетки флоэмы отличаются лишь более высокой скоростью распространения раневой реакции (Currier, 1957; Engleman, 1965). Эти данные послужили основанием для предположения о повышении содержания каллозы в препаратах по сравнению с клетками интактного растения. Применение методик, обеспечивающих быструю фиксацию клеток, доказало его правильность в отношении СЭ (Anderson, Cronshaw, 1969; Hogben, Spanner, 1977), хотя некоторое количество каллозы присутствовало и в этих препаратах. Оригинальный подход для окончательного решения этого вопроса был предложен M. Walsh и J. Melaragno (1976) — фиксировалось целое растение (*Lemna*), так что возможность раневой реакции исключалась полностью; одновременно для контроля исследовались СЭ растений, зафиксированных после нанесения порезов. В СЭ интактных растений каллозы совсем не оказалось, а в предварительно пораненных растениях она была. Авторы сделали заключение, что появление каллозы в СЭ вызвано нарушением целостности флоэмы в ходе препарации растений. Попытка повторить этот результат на другом растении (*Cistus* — Гамалей, 1978) оказалась, как ни странно, безуспешной, каллоза присутствовала в СЭ интактных растений.

По аналогии с раневой реакцией, в ходе которой функция каллозы заключается в изоляции пораженного участка, предполагалось, что основной функцией каллозы в СЭ является частичное или полное блокирование передвижения веществ по флоэме в горизонтальном или вертикальном направлениях, смотря по тому, где идет отложение каллозы — в ситовидных полях или ситовидных пластинках (McNairn, Currier, 1968; Shin, Currier, 1969). Колебания содержания каллозы, наблюдаемые в зрелых СЭ, с этой точки зрения, казалось бы, могут иметь прямое отношение к регуляции флоэмного транспорта. Однако авторы, изучавшие ингибирующее действие аноксии, HCN и ДНФ на скорость флоэмного транспорта, пришли к убеждению, что каллоза не играет заметной роли в регуляции движения растворов по флоэме (Qureshi, Spanner, 1973). Это хорошо согласуется с данными авторов, показавших отсутствие каллозы во флоэме интактных растений (Walsh, Melaragno, 1976; Hogben, Spanner, 1977). Таким образом, складывается впечатление, что функционально активные СЭ содержат очень мало каллозы или не содержат ее вообще, в связи с этим ее значение для регуляции флоэмного транспорта сомнительно. Каллоза исключительно быстро синтезируется в ответ на поранение, поэтому ее содержание может значительно повышаться в ходе препарирования материала. В молодых СЭ отложение определенного количества каллозы несомненно, оно является необходимым условием формирования отверстий ситовидных полей и пластинок.

Подводя итог, следует отметить, что современные исследования пока не дают однозначного ответа на один из главных вопросов — можно ли считать СЭ живыми клетками. В большинстве из них нет ядра (а там, где есть, оно, по-видимому, функционально мертво), нет нормальной цитоплазмы, нет рибосом. Едва ли в такой ситуации сохраняются те взаимосвязи между компонентами, которые являются основой существования клетки как живой системы. Не может быть обеспечена в условиях отсутствия аппарата синтеза белков и обновляемость клеточных структур — тоже обязательное условие жизни клетки. Поэтому наряду с классическим представлением о неполной деградации цитоплазмы в дифференцирующихся СЭ возможно допущение, что в зрелом состоянии это мертвые клетки. Пластиды и митохондрии, сохраняющиеся в небольшом количестве в полости зрелых СЭ, могут быть интерпретированы как популяция органелл, свободно живущих на естественном питательном растворе — флоэмном эксудате. Наличие ферментативной активности, наблюдаемое в зрелых СЭ, вероятно, в значительной степени связано с метаболизмом этих органелл и не является серьезным аргументом для доказательства жизнедеятельности на клеточном уровне.

Если это все-таки живые клетки, нет никаких оснований считать, что они имеют активный метаболизм и в состоянии самостоятельно обеспечивать такие энергоемкие процессы, как загрузка, разгрузка и передвижение веществ по флоэме. В связи с этим некоторые исследователи были склонны думать, что передвижение органических веществ осуществляется по молодым СЭ, протопласт которых еще не дегенерирует. Однако эта версия с точки зрения современных данных не кажется убедительной. Можно привести множество доказательств в пользу того, что зрелые СЭ более приспособлены к массовому току растворов, чем дифференцирующиеся клетки.

Для разрешения затруднений в области понимания механизма энергетического обеспечения и регуляции передвижения веществ по зрелой флоэме, по существу, имеется одна возможность — предположить, что регуляторная и энергетическая функции принадлежат соседним с СЭ паренхимным клеткам. Тенденция рассматривать безъядерные СЭ и ядерные клетки-спутники как единый структурный и функциональный комплекс сложилась давно. Образованные одновременно из общей инициали эти клетки в процессе дифференциации по многим признакам становятся антиподами. Именно это, вероятно, и позволяет им успешно дополнять друг друга в метаболическом и функциональном отношениях. Наше следующее сообщение предполагается посвятить обсуждению сведений о структуре и особенностях развития паренхимных элементов флоэмы.

ЛИТЕРАТУРА

Гамалей Ю. В. (1973). Ф-белок в ситовидных клетках хвойных (по данным электронной микроскопии). Бот. ж., 58, 7. — Гамалей Ю. В. (1978). Новые данные о структуре флоэмы листа. Тез. докл. IV Всес. симп. по прим. электр. микроск. в бот. исслед. Рига. — Гамалей Ю. В. (1980). Флоэма. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск. — Данилова М. Ф., Телепова М. Н. (1981). Дифференциация ситовидных элементов прото- и метафлоэмы в корне *Hordeum vulgare* (*Poaceae*). Бот. ж., 66, 7. — Куликова А. Л., Туркина М. В., Курсанов А. Л. (1980). Поиски актиноподобного белка во флоэме *Heracleum sosnowskyi*. Физиол. раст., 27, 2. — Курсанов А. Л. (1976). Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука. — Aikman D. P. (1980). Contractile proteins and hypotheses concerning their role in phloem transport. Canad. J. Bot., 58 : 826. — Alosi M. C., Alfieri F. J. (1972). Ontogeny and structure of the secondary phloem of *Ephedra*. Amer. J. Bot., 59 : 818. — Anderson R., Cronshaw J. (1969). The effects of pressure release on the sieve plate pores of *Nicotiana*. J. Ultrastr. Res., 29 : 50. — Baccarini P. (1892). Intorno ad una particolarità dei vasi cribrasi nelle *Papilionaceae*. Malpighia, 6 : 53. — Behnke H.-D. (1969). Über den Feinbau und die Ausbreitung der Siebröhren — Plasmafilamentor und über Bau und Differenzierung der Siebporen bei einigen Monocotylen und bei *Nuphar*. Protoplasma, 68 : 377. — Behnke H.-D. (1971a). The contents of the sieve-plate pores in *Aristolochia*. J. Ultrastr. Res., 36 : 493. — Behnke H.-D. (1971b). Sieve-tube plastids of *Magnoliidae* and *Ranunculidae* in relation to systematics. Taxon, 20 : 723. — Behnke H.-D. (1972). Sieve-tube plastids in relation to angiosperm systematics. — An attempt towards a classification by ultrastructural analysis. Bot. Rev., 38 : 155. — Behnke H.-D. (1973a). Plastids in sieve elements and their companion cells: investigations on monocotyledons, with special reference to *Smilax* and *Tradescantia*. Planta, 110 : 321. — Behnke H.-D. (1973b). Strukturänderungen des Endoplasmatischen Reticulums und Auftreten von Proteinfilamenten während der Siebröhrendifferenzierung bei *Smilax excelsa*. Protoplasma, 77 : 279. — Behnke H.-D. (1975). Mikromorphologische Merkmale der Siebelement-Plastiden als ein Beiträg der Transmissionselektronenmikroskopie zur Systematik der Samenpflanzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 88 : 361. — Behnke H.-D. (1977). Transmission electron microscopy and systematics of flowering plants. Plant Syst. Evol., Suppl., 1 : 155. — Behnke H.-D., Palival G. S. (1973). Ultrastructure of phloem and its development in *Gnetum gnemon*, with some observations on *Ephedra campylopoda*. Protoplasma, 78 : 305. — Burr F. A., Evert R. F. (1973). Some aspects of sieve-element structure and development in *Selaginella kraussiana*. Protoplasma, 78 : 81. — Buvat R. (1968). Différenciation des cellules criblées du protophloéme dans les jeunes racines d'orge (*Hordeum sativum*). Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris), D 267 : 406. — Buvat R., Robert M. G. (1979). Activités golgiennes et origine des vacuoles dans les cellules criblées du protophloéme de la racine de l'orge (*Hordeum sativum*). Ann. Sci. Natur. Bot. et Biol. Végeт., 1 : 51. — Campbell R. (1972). Electron microscopy of the development of needles of *Pinus nigra* var. *maritima*. Ann. Bot. (London), 36 : 711. — Chafe S. C., Doohan M. E. (1972). Observations on the ultrastructure of the thickened sieve cell wall in *Pinus strobus* L. Protoplasma, 75 : 67. — Crafts A. S. (1933). Sieve-tube structure and translocation in the potato. Plant Physiol., 8 : 81. — Cronshaw J. (1970). *Nicotiana* sieve plate pores. J. Ultrastr. Res., 30 : 253. — Cronshaw J. (1974). Phloem differentiation and development. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London : 415. — Cronshaw J. (1975). P-proteins. In: Phloem transport. N. Y., Plenum Press, 4 : 79. — Cronshaw J., Anderson R. (1969). Sieve plate pores of *Nicotiana*. J. Ultrastr. Res., 27 : 134. — Cronshaw J., Esau K. (1967). Tubular and fibrillar components of mature and differentiating sieve elements. J. Cell Biol., 34 : 801. — Cronshaw J., Esau K. (1968). P-protein in the phloem of *Cucurbita*. II. The P-protein of mature sieve elements. J. Cell Biol., 38 : 292. — Currier H. B. (1957). Callose substance in plant cells. Amer. J. Bot., 44 : 478. — Currier H. B., Esau K., Cheadle V. J. (1955). Plasmolytic studies of phloem. Amer. J. Bot., 42 : 68. — Danilova M. F., Telepova M. N. (1978). Differentiation of protophloem sieve elements in seedling roots of *Hordeum vulgare*. Phytomorphology, 28 : 418. — Deshpande B. P. (1974a). Development of the sieve plate in *Saxifraga sarmentosa* L. Ann. Bot. (London), 38 : 151. — Deshpande B. P. (1974b). On the occur-

rence of spiny vesicles in the phloem of *Salix*. Ann. Bot. (London), 38 : 865. — Engleman E. M. (1965). Sieve element of *Impatiens sultanii*. II. Developmental aspects. Ann. Bot. (London), 29 : 103. — Ervin E. L., Evert R. F. (1970). Observations on sieve elements in three perennial monocotyledons. Amer. J. Bot., 57 : 218. — Esau K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. Proc. Amer. Phil. Soc., 3 : 219. — Esau K. (1969). The phloem. Encyclopedia of plant anatomy. Berlin, Gebrüder-Borntraeger. — Esau K. (1971). Development of P-protein in sieve elements of *Mimosa pudica*. Protoplasma, 73 : 225. — Esau K. (1972). Changes in the nucleus and the endoplasmic reticulum during differentiation of a sieve element in *Mimosa pudica* L. Ann. Bot. (London), 36 : 703. — Esau K. (1978a). Developmental features of the primary phloem in *Phaseolus vulgaris* L. Ann. Bot. (London), 42 : 1. — Esau K. (1978b). The protein inclusions in sieve elements of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). J. Ultrastr. Res., 63 : 224. — Esau K., Charvat I. D. (1975). An ultrastructural study of acid phosphatase localization in cells of *Phaseolus vulgaris* phloem by the use of the azo dye method. Tissue and Cell, 7 : 619. — Esau K., Cheadle V. J. (1958). Wall thickening in sieve elements. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 44 : 546. — Esau K., Cheadle V. J. (1965). Cytologic studies on phloem. Univ. Calif. Publ. Bot., 36 : 253. — Esau K., Cronshaw J. (1967). Tubular components in cells of healthy and tobacco mosaic virus-infected *Nicotiana*. Virology, 33 : 26. — Esau K., Cronshaw J. (1968a). Plastids and mitochondria in the phloem of *Cucurbita*. Canad. J. Bot., 46 : 877. — Esau K., Cronshaw J. (1968b). Endoplasmic reticulum in the sieve elements of *Cucurbita*. J. Ultrastr. Res., 23 : 1. — Esau K., Gill R. H. (1970). Observation on sping vesicles and P-protein in *Nicotiana tabacum*. Protoplasma, 69 : 373. — Esau K., Gill R. H. (1971). Aggregation of endoplasmic reticulum and its relation to the nucleus in differentiating sieve elements. J. Ultrastr. Res., 34 : 144. — Esau K., Gill R. H. (1972). Nucleus and endoplasmic reticulum in differentiating root protophloem of *Nicotiana tabacum*. J. Ultrastr. Res., 41 : 160. — Esau K., Hoefert L. L. (1971). Composition and fine structure of minor veins in *Tetragonia* leaf. Protoplasma, 72 : 237. — Esau K., Magyarosy A. C. (1979). A crystalline inclusion in sieve element nuclei of *Amsinckia*. II. The inclusion in maturing cells. J. Cell Biol., 38 : 11. — Eschrich W. (1977). Phloemprotein bei *Cucurbita maxima*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 89 : 515. — Evert R. F. (1976). Some aspects of sieve-element structure and development in *Botrychium virginianum*. Israel J. Bot., 25 : 101. — Evert R. F. (1977). Phloem structure and histochemistry. Ann. Rev. Plant Physiol., 28 : 199. — Evert R. F., Alfieri F. J. (1965). Ontogeny and structure of coniferous sieve cells. Amer. J. Bot., 52 : 1058. — Evert R. F., Bornman C. H., Butler V., Gilliland M. G. (1973a). Structure and development of the sieve-cell protoplast in leaf veins of *Welwitschia*. Protoplasma, 76 : 1. — Evert R. F., Bornman C. H., Butler V., Gilliland M. G. (1973b). Structure and development of sieve areas in leaf veins of *Welwitschia*. Protoplasma, 76 : 23. — Evert R. F., Davis J. D., Tucher C. M., Alfieri F. J. (1970). On the occurrence of nuclei in mature sieve elements. Planta, 95 : 281. — Evert R. F., Deshpande B. P. (1969). Electron microscope investigation of sieve element ontogeny and structure in *Ulmus americana*. Protoplasma, 68 : 403. — Evert R. F., Deshpande B. P. (1970). Nuclear P-protein in sieve elements of *Tilia americana*. J. Cell Biol., 44 : 462. — Evert R. F., Deshpande B. P. (1971). Plastids in sieve elements and companion cells of *Tilia americana*. Planta, 96 : 97. — Evert R. F., Eichhorn S. E. (1974a). Sieve-element ultrastructure in *Platycerium bifurcatum* and some other Polypodiaceous ferns: the nucleus. Planta, 119 : 301. — Evert R. F., Eichhorn S. E. (1974b). Sieve-element ultrastructure in *Platycerium bifurcatum* and some other Polypodiaceous ferns: the refractive spherules. Planta, 119 : 319. — Fensom D. S. (1975). Possible mechanisms of phloem transport. In: Transport in plants. I. Phloem transport. Berlin, Springer. — Fischer A. (1885). Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter. Sächs. Akad. Wiss. Ber., 37 : 245. — Gourret J.-P., Strullu D.-C. (1974). Évolution des proteoplastes du phloéme de *Pseudotsuga menziesii* Mirb. (*Abietaceae*) an cours de la différenciation des éléments criblés. J. Microscopie, 20 : 73. — Hébant C. (1977). The conducting tissues of *Bryophytes*. Hirschberg, Cramer. — *Hoefert* L. L. (1975). Tubules in dilated cisternae of endoplasmic reticulum of *Thlaspi arvense* (*Cruciferae*). Amer. J. Bot., 62 : 756. — Hoefert L. L. (1979). Ultrastructure of developing sieve elements in *Thlaspi arvense* L. I. The immature state. Amer. J. Bot., 66 : 925. — Hoefert L. L. (1980). Ultrastructure of developing sieve elements in *Thlaspi arvense* L. II. Maturation. Amer. J. Bot., 67 : 194. — Hogben C., Spanner D. C. (1977). The effect of chloroform vapour treatment on the appearance of the sieve plates of *Saxifraga sarmentosa* L. Ann. Bot. (London), 41 : 661. — Israel S., Dörr I., Kollmann R. (1980). Das Phloem der Haustorien von *Cuscuta*. Protoplasma, 103 : 309. — Johnson R. P. C. (1968). Microfilaments in pores between frozen-etched sieve elements. Planta, 81 : 314. — Johnson R. P. C. (1969). Cristalline fibrils and complexes of membranes in the parietal layer in sieve elements. Planta, 84 : 68. — Kollmann R. (1965). Zur Lokalisierung der funktionstüchhigen Siebzellen im sekundären Phloem von *Metasequoia glyptostroboides*. Planta, 65 : 173. — Kruatrachue M., Evert R. F. (1974). Structure and development of sieve elements in the leaf of *Isoëtes muricata*. Amer. J. Bot., 61 : 253. — Lawton D. M., Newman Y. M. (1979). Ultrastructure of phloem in young runner bean stem: discovery in old sieve elements on the brink of callapse, of parietal bundles of P-protein tubules linked to the plasmalemma. New Phytol., 82 : 213. — Liberman-Maxe M. (1971). Étude cytologique de la differenciation des cellules criblées de *Polypodium vulgare* (*Polypodiacée*). J. Microscopie, 12 : 271. — Matile Ph. (1975). The lytic compartment of plant cells. Wien, Springer. — McNairn R. B., Currier H. B. (1968). Translocation blockage by sieve plate callose. Planta, 82 : 369. — Melaragno J. E., Walsh M. A. (1976). Ultrastructural features of developing sieve elements in *Lemna minor* L. — The protoplast. Amer. J. Bot., 63 : 1145. — Morré D. J., Mollenhauer H. H. (1974). The endomembrane concept: a functional integration of endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London. — Murmanis L. (1974). Filamentous component of secondary phloem sieve elements in *Pinus strobus* L. Ann. Bot. (London), 38 : 859. — Murmanis L., Evert R. F. (1966). Some aspects of sieve cell ultrastructure in *Pinus strobus.* Amer. J. Bot., 53 : 1065. — Neuberger D. S., Evert R. F. (1974). Structure and development of the sieve-element protoplast in the hypocotyl of *Pinus resinosa.* Amer. J. Bot., 61 : 360. — Neuberger D. S., Evert R. F. (1975). Structure and development of sieve areas in the hypocotyl of *Pinus resinosa.* Protoplasma, 84 : 109. — Nuske J., Eschrich W. (1976). Synthesis of P-protein in mature phloem of *Cucurbita maxima.* Planta, 132 : 109. — Oberhäuser R., Kollmann R. (1977). Cytochemische Charakterizierung des sogenannten «Freien Nucleolus» als Proteinkörper in den Siebelementen von *Passiflora coerulea.* Z. Pflanzenphysiol., 84 : 61. — Oparka K. J. (1980). Polysomes and intracisternal accumulations in enucleate sieve elements of rice (*Oryza sativa* L.). Planta, 150 : 249. — Palevitz B. A., Newcomb E. H. (1969). An electron cytochemical investigation of «sieve-tube starch» using selective enzymatic digestion. Plant Physiol. (Suppl.), 44 : 3. — Palevitz B. A., Newcomb E. H. (1971). The ultrastructure and development of tubular and crystalline P-protein in the sieve elements of certain papilionaceous legumes. Protoplasma, 72 : 399. — Parameswaran N. (1971). Zur Feinstruktur der Assimilatleitbahnen im der Nadel von *Pinus sylvestris.* Cytobiologie, 3 : 70. — Parthasarathy M. V. (1968). Observations on metaphloem in the vegetative parts of palms. Amer. J. Bot., 55 : 1140. — Parthasarathy M. V. (1975). Sieve-element structure. In: Transport in plants. I. Phloem transport. Berlin, Springer. — Parthasarathy M. V., Mühlethaler K. (1969). Ultrastructure of protein tubules in differentiating sieve elements. Cytobiologie, 1 : 17. — Parthasarathy M. V., Tomlinson P. B. (1967). Anatomical features of metaphloem in stems of *Sabal*, *Cocos* and two other palms. Amer. J. Bot., 54 : 1143. — Qureshi F. A., Spanner D. C. (1973). The effect of inhibitors on callose formation in the sieve tubes of *Saxifraga sarmentosa* L. Ann. Bot. (London), 37 : 867. — Rabidoux J., Sandborn E. B., Fensom D. S., Cameron M. L. (1973). Plasmatic filaments and particles in mature sieve elements of *Heracleum sphondylium* under the electron microscope. J. Exper. Bot., 24 : 349. — Sabnis D. D., Hart J. W. (1979). Heterogeneity in phloem protein complement, from different species. Consequens to hypothesis concerned with P-protein function. Planta, 145 : 459. — Scheirer D. C. (1977). The thickened leptoid (sieve element) wall of *Dendroligotrichum* (*Bryophyta*): cytochemistry and fine structure. Amer. J. Bot., 64 : 369. — Schmidt E. W. (1917). Bau und Funktion der Siebröhren der Angiospermen. Jena, Gustav Fischer. — Schmitz K., Srivastava L. M. (1975). On the fine structure of sieve tubes and the physiology of assimilate transport of *Alaria.* Canad. J. Bot., 53 : 861. — Schumacher W. (1939). Über die Plasmolysierbarkeit der Siebröhren. Jahrb. wiss. Bot., 88 : 545. — Shih C. Y., Currier H. B. (1969). Fine structure of phloem cells in relation to translocation in the cotton seedling. Amer. J. Bot., 56 : 464. — Siddiqui A. W., Jones R. L., Spanner D. C. (1974). Translocation in the stolon of *Saxifraga sarmentosa* L. The ultrastructural background. Ann. Bot. (London), 38 : 145. — Singh A. P. (1976). On the occurrence of P-type plastids in sieve elements of sugarcane short communication. Cytologia, 41 : 707. — Singh A. P., Srivastava L. M. (1972). The fine structure of corn phloem. Canad. J. Bot., 50 : 839. — Spanner D. C., Jones R. L. (1970). The sieve tube wall and its relation to translocation. Planta, 92 : 64. — Srivastava L. M. (1975). Structure and differentiation of sieve elements. In: Phloem transport. N. Y. Plenum Press, 4 : 3. — Steer M. W., Newcomb E. H. (1969). Development and dispersal of P-protein in the phloem of *Coleus blumei* Benth. J. Cell Sci., 4 : 155. — Strasburger E. (1891). Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge, Jena, Gustav Fischer. — Tamulevich S. R., Evert R. F. (1966). Aspects of sieve element ultrastructure in *Primula obconica.* Planta, 69 : 319. — Thaine R., De Maria M. E., Sarisalo M. H. J. (1975). Evidence of transcellular strands in transverse cryostat sections of *Cucurbita pepo* sieve tubes. J. Exper. Bot., 26 : 91. — Thompson R. G. (1980). Are there contractile proteins present in phloem? Canad. J. Bot., 58 : 821. — Walker T. S., Thaine R. (1971). Proteins and fine structural components in exudate from sieve tubes in *Cucurbita pepo* stems. Ann. Bot. (London), 35 : 773. — Walsh M. A. (1980). Preservation of the tonoplast in metaphloem sieve elements of embryonic roots of *Zea mays* L. Ann. Bot. (London), 46 : 557. — Walsh M. A., Evert R. F. (1975). Ultrastructure of metaphloem sieve elements in *Zea mays.* Protoplasma, 83 : 365. — Walsh M. A., Melaragno J. E. (1976). Ultrastructural feature of developing sieve elements in *Lemna minor* L. — Sieve plate and lateral sieve areas. Amer. J. Bot., 63 : 1174. — Wark M. C., Chambers T. C. (1965). Fine structure of the phloem of *Pisum sativum.* I. The sieve element ontogeny. Austral. J. Bot., 13 : 171. — Warmbrodt R. D., Evert R. F. (1974). Structure and development of the sieve element in the stem of *Lycopodium lucidulum.* Amer. J. Bot., 61 : 267. — Weatherley P. E., Johnson R. P. C. (1968). The form and function of the sieve tube a problem in reconciliation. Intern. Rev. Cytol., 24 : 149. — Weber C., Franke W. W., Kartenbeck J. (1974). Structure and biochemistry of phloem-proteins isolated from *Cucurbita maxima.* Exptl. Cell Res., 87 : 79. — Went J. L. van, Tammes P. M. L., Aelst A. C. van. (1973). Open plasmodesmata in sieve plates of *Laminaria digitata.* Acta Bot. Neerl., 22 : 120. — Wergin W. P., Newcomb E. H. (1970). Formation and dispercal of crystalline P-protein in sieve elements of soybean (*Glycine max* L.). Protoplasma, 71 : 365. — Wooding F. B. P. (1966). The development of the sieve elements of *Pinus pinea.* Planta, 69 : 230. — Wooding F. B. P. (1968). Fine structure of callus phloem in *Pinus pinea.* Planta, 83 : 99. — Wooding F. B. P. (1969). P-protein and microtubular systems in *Nicotiana* callus phloem. Planta, 85 : 284. — Wooding F. B. P. (1971). Phloem. Oxford, Univ. Press. — Ziegler H., Ruck J. (1967). Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. Planta, 73 : 62. — Zimmermann M. H. (1973). The monocotyledons: their evolution and comparative biology. IY. Transport problems in arborescent monocotyledons. Quart. Rev. Biol., 48 : 314.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 XII 1980.

SUMMARY

The first part of the riview deals with the structure and development of the sieve elements in various groups of plants. The overall organization of the sieve elements, the fine structure, and relationships of the organelles, as well as their developmental changes and functional specialization are discussed. Taxonomic significance of the sieve element structure is also considered.

УДК 58.12 581.43

А. В. Наумов

ДЫХАНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

A. V. NAUMOV. RESPIRATION OF ROOT SYSTEMS

Дается обзор работ по дыханию корней дикорастущих и культурных растений. Рассматриваются вопросы методики измерения дыхания корней в лабораторных и полевых условиях.

Дыхательный газообмен растений как элемент продукционного процесса все чаще привлекает внимание исследователей. Комплексное изучение процесса накопления органического вещества растительным организмом требует измерений интенсивности не только фотосинтеза, но и дыхания всех органов растения, в том числе и гетеротрофных (корни, корневища и др.). Особенно велико участие в продукционном процессе неассимилирующих подземных органов у дикорастущих травянистых растений. Запасы живых корней в естественных травяных фитоценозах могут составлять от 50 до 90% общей массы сухого растительного вещества (Титлянова, 1977; Лархер, 1978). К сожалению, среди исследований газообмена растений работ по дыханию корневых систем еще очень мало.

Для правильного понимания роли дыхания корневых систем растений в продукционном процессе необходимо учитывать изменения интенсивности этого процесса у разных видов растений в разных экологических условиях, периодичность в развитии растений на протяжении всего жизненного цикла. Однако если методическая сторона изучения газообмена надземных органов разработана достаточно хорошо (Вознесенский и др., 1965), то при оценке затрат на дыхание подземных органов растений исследователи сталкиваются с методическими трудностями, такими, как необходимость извлечения корней из почвы или песка, отмывка корней, неизбежное при этом травмирование тканей, обрыв корневых волосков и мелких концов, необходимость учитывать дыхание микроорганизмов и т. д. Поэтому получаемые результаты дают лишь приближенное представление об интенсивности дыхания подземных органов in vivo. Тем не менее экспериментальные данные по дыханию корней в разных условиях при разных методических подходах могут дать определенные сведения о зависимости дыхания корневых систем от различных факторов окружающей среды, а также могут помочь разработке новых, более совершенных методов оценки дыхания корневых систем в естественных условиях существования. В связи с этим в настоящей работе сделана попытка обобщить данные о дыхании корней разных видов травянистых растений из доступных нам литературных источников. По дыханию корней древесных растений достаточно обширный материал приведен в сводке F. Ledig и др. (1976).

ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

В количественном отношении дыхательный газообмен принято характеризовать целым рядом показателей (Семихатова, 1968). Наиболее часто используется показатель «интенсивность дыхания». Величина интенсивности дыхания показывает, какое количество газа в данных условиях вы-

Интенсивность дыхания корневых систем дикорастущих и культурных растений

Вид	Возраст растения, фаза развития	Метод измерения	Температура измерения, °С	Интенсивность дыхания	Культура	Способ подготовки материала к эксперименту	Литературные данные
			Дикорастущие растения мг CO_2/г сух. в.·ч				
Trifolium pratense L.	Растения второго года жизни, в течение вегетационного сезона	На отделенных корнях, по методу Бойсена—Иенсена	20	1.0—5.0	Полевая	Корни выкапывали и отмывали водой	Головко, 1978
Lolium multiflorum Lam.	20 дней	На интактных растениях в токе воздуха с помощью инфракрасного газоанализатора	20	1.5—21.4	Водная	В течение эксперимента корни находились в питательном растворе	Hansen, 1977
	В течение вегетационного сезона	По выделению CO_2 с поверхности экспериментальных площадок в поле	20	4.0	Полевая	Перед измерением на экспериментальном участке удаляли все надземные органы растений, площадку накрывали камерой; для сравнения использовали участки под паром	Mogensen, 1977
L. perenne L.	Побегообразование	На интактных растениях, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	20	3.0	Песчаная	В течение эксперимента корневая система находилась в сосуде с песком	Schäfer, 1971
	Колошение		20	1.6	»		
Dactylis glomerata L.	Побегообразование	То же	20	5.1	»	То же	» »
	Колошение		20	2.1	»		
Alopecurus pratensis L.	Зрелые растения	На отделенных корнях, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	20	1.1—1.2	Почвенная	Корни отмывали дистиллированной водой	Gloser, 1977
Festuca rubra L.	После плодоношения	То же	25	4.0	Полевая	Выкапывали почвенные монолиты с растениями, корни отмывали водой	Наумов, 1978
F. rupicola Heuff. (*F. sulcata* (Hack.) Nym.)	В начале и в конце вегетационного сезона	» »	25	1.0—1.4	Ковыльная степь (целина)	То же	» »

	Зрелые растения	» »	20	0.8—1.2	Почвенная	Корни отмывали дистиллированной водой	Glošer, 1977
Stipa sibirica (L.) Lam.	Плодоношение	» »	25	4.0	Полевая	Выкапывали почвенные монолиты с растениями, корни отмывали водой	Наумов, 1978
S. capillata L.	Начало плодоношения	» »	25	1.6	Полевая	То же	Наумов, 1978
	В начале и в конце вегетационного сезона	» »	25	0.8—1.1	Ковыльная степь (целина)	» »	» »
S. lessingiana Trin. et Rupr.	То же	» »	25	0.7—0.8	То же	» »	» »
Koeleria cristata (L.) Pers. (*K. gracilis* Pers.)	» »	» »	25	1.2	» »	» »	» »
Artemisia frigida Willd.	» »	» »	25	0.8—2.3	» »	» »	» »
Ceratoides ewersmanniana (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn.	В течение вегетационного периода	На отделенных корнях, по методу Бойсена—Иенсена	24—27	0.9—1.9	Почвенная	Корни после выкапывания не отмывали, а осторожно отряхивали от почвы	Алексеева, 1978
Carex. aquatilis Wahlenb.	Не указаны	На отделенных корнях, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	25	3.0	Песчаная	Корневую систему отмывали водой, отделяли молодые белые корни, дважды промывали их разбавленным раствором Хогланда и подсушивали, но оставляли влажными	Billings et al., 1977
	6 недель	На интактной корневой системе, но отделенной от надземных органов, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	25	1.2	»	Срезали надземную часть растений, сосуды с песком, в которых выращивали растения, герметично запечатывали	То же
Dupontia fisheri R. Br.	Не указаны	На отделенных корнях, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	25	6.2	»	Корневую систему отмывали водой, отделяли молодые белые корни, дважды промывали их разбавленным раствором Хогланда и подсушивали, но оставляли влажными	» »

Продолжение

Вид	Возраст растения, фаза развития	Метод измерения	Температура измерения, °С	Интенсивность дыхания	Культура	Способ подготовки материала к эксперименту	Литературные данные
	6 недель	На интактной корневой системе, но отделенной от надземных органов, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	25	1.4	Песчаная	Отделенная от надземных органов корневая система в течение всего эксперимента находилась в сосуде с песком	Billings et al., 1977
Eriophorum polystachyon L. (*E. angustifolium* Honck.)	» »	То же	25	1.9	»	То же	То же
мг CO_2/г сыр. в.·ч							
Nuphar advena (Soland.) R. Br.	Не указан	На отделенных корневищах, в токе воздуха, по поглощению CO_2 стандартным раствором гидроокиси бария	25	0.06	Пруд (естественные условия)	У растений, взятых из пруда, отделяли корневища и переносили в экспериментальную камеру	Laing, 1940
Nymphaea tuberosa Paine	» »	То же	25	0.05	То же	То же	» »
Peltandra virginica Rafin.	» »	» »	25	0.08	» »	» »	» »
Pontederia cordata L.	» »	» »	25	0.04	» »	» »	» »
Typha latifolia L.	» »	» »	25	0.05— — 0.1	» »	» »	» »
Scirpus validus Vahl	» »	» »	25	0.06	» »	» »	» »
Asclepias incarnata L.	» »	» »	25	0.07	» »	» »	» »
Sagittaria sagittifolia L. (*S. latifolia* Willd.)	» »	» »	25	0.08	» »	» »	» »
Sparganium angustifolium Michx. (*S. eurycarpum* Engelm.)	» »	» »	25	0.04	» »	» »	» »
Acorus calamus L.	» »	» »	25	0.07	» »	» »	» »
Ceratoides ewersmanniana (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch.	В течение вегетационного периода	На отделенных корнях, по методу Бойсена—Иенсена	24—27	0.4—0.9	Почвенная	Корни после выкапывания не отмывали, а осторожно отряхивали от почвы	Алексеева, 1978

et Ikonn.							

мг O_2/г сух. в.·ч

Bromus tectorum L.	Конец цветения, плодообразование	На отделенных корнях, манометрическим методом Варбурга	22—25	0.2	Естественная растительность песчаной пустыни (Юго-Западные Кызылкумы)	Не указан	Алексеева, 1969
Eremopyrum bonaepartis (Spreng.) Nevski	То же	То же	22—25	2.2	То же	» »	» »
Chorispora tenella (Pall.) DC.	Цветение, плодообразование	» »	22—25	0.4	» »	» »	» »
Malcolmia hyrcanica Freyn. et Sint.	То же	» »	22—25	0.4	» »	» »	» »
Gamanthus gamocarpus (Moq.) Bunge	Отрастание	» »	22—25	0.2	» »	» »	» »
	Цветение, начало плодообразования	» »	22—25	0.5	» »		
Halimocnemis longifolia Bunge	Бутонизация	» »	22—25	0.4	» »	» »	» »
	Конец цветения		22—25	0.1			
Climacoptera crassa (Bieb.) Botsch.	Бутонизация	» »	22—25	0.2	» »	» »	» »
	Плодообразование		22—25	0.3			

Культурные растения

мг CO_2/г сух. в.·ч

Пшеница	Фаза молочной спелости	На отделенных корнях, метод Бойсена—Иенсена	25	3.6—5.2	Полевая	Выкапывали почвенные монолиты с растениями, корневую систему отмывали водой	Ястребов, 1956
	9—13 недель	На интактных растениях, в токе воздуха с помощью инфракрасного газоанализатора	20	2.6—8.0	Водная	В течение эксперимента корни находились в дистиллированной воде, перед измерением их промывали несколько раз стерильной водой	Osman, 1971
	В течение всего вегетационного сезона	На интактных растениях, в токе воздуха, по изменению электропроводности раствора щелочи после поглощения CO_2	Не указана	2.0—7.0	Почвенная	В течение эксперимента корни находились в сосудах, заполненных смесью песок—глина, смоченной питательным раствором	Scheibe, Meyer zu Drewer, 1959

Продолжение

Вид	Возраст растения, фаза развития	Метод измерения	Температура измерения, °C	Интенсивность дыхания	Культура	Способ подготовки материала к эксперименту	Литературные данные
	В течение всего вегетационного сезона	На отделенных корнях, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	25	1.1—3.2	Полевая	Выкапывали почвенные монолиты с растениями, корневую систему отмывали водой	Наумов, 1978
Ячмень	То же	По выделению CO_2 с поверхности экспериментальных площадок в поле	20	0.2—1.1	»	Перед измерением на экспериментальном участке удаляли все надземные органы растений, площадку накрывали камерой; для сравнения использовали участки под паром	Mogensen, 1977
	» »	На интактных растениях, в токе воздуха, по изменению электропроводности раствора щелочи после поглощения CO_2	Не указана	1.5—9.0	Почвенная	В течение эксперимента корни находились в сосудах, заполненных смесью песок—глина, смоченной питательным раствором	Scheibe, Meyer zu Drewer, 1959
Рожь	» »	То же	»	3.5—9.0	»	То же	То же
Овес	» »	» »	»	1.5—8.0	»	» »	» »
Кукуруза	15—25-дневные растения	На отделенных корнях, в токе воздуха, с помощью инфракрасного газоанализатора	25	2.0—2.7	»	Корни с нижней частью стебля хранили в течение ночи при 2° C в воде; утром корни нагревали до 25° C, отделяли от стебля, промывали дистиллированной водой, заворачивали в рулончик из стекловолокна и переносили в экспериментальную камеру	Heichel, 1971
Томаты	5—7-дневные растения	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	25	11.8—15.7	Проращивали на влажной фильтровальной бумаге	Корни отделяли и переносили в сосудики Варбурга, содержащие 3 мл стерильного питательного раствора	Henderson, Staufer, 1944
мг CO_2/г сыр. в.·ч							
Кукуруза	4—6-недельные растения	На интактных растениях, по изменению концентрации CO_2 в питательном растворе	25	2.2—3.9	Водная	В течение всего эксперимента корни интактных растений находились в питательном растворе	Jensen, 1960

Томаты	То же	То же	25	2.9—6.9	»	То же	» »
Лук	42 ч	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	30	1.6—2.5	»	Корни клали на сухую фильтровальную бумагу, разрезали на сегменты, взвешивали и переносили в экспериментальную камеру	Norris, 1951
			мг O_2/г сух. в.·ч				
Пшеница	Проростки	На корневых сегментах, по изменению концентрации O_2 в питательном растворе	20	7.4	»	Корни длиной 10—12 см разрезали на сегменты по 20 мм	Lundegårdh, 1954
	»	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	25	7.1	»	Участок корня между 10 и 40 мм от кончика подсушивали фильтровальной бумагой, разрезали на сегменты	Eliasson, 1955
	9—12-дневные растения	На интактных растениях, по изменению концентрации O_2 в водной среде, окружающей корневую систему	25	4.0—11.0	»	Корневая система находилась в сосуде с дистиллированной водой, герметично изолированном от атмосферы	Wiedenroth, Poskuta, 1978
	Трубкование	На отделенных корнях, модифицированный волюметрический метод	25	3.8	Песчаная	Корни отделяли и отмывали водой	Куперман, Хитрово, 1977
Бобы конские	Цветение	На отделенных корнях, модифицированный волюметрический метод	25	2.5	Полевая	То же	То же
Люпин	2—8-дневные растения	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	22		Водная	Корни отделяли и разрезали на сегменты	Обручева, 1965
	меристема			4.9—6.8			
	зона растяжения			6.2—12.0			
	зона корневых волосков			5.8—9.8			
Картофель	Молодые растения, до фазы формирования клубней	На интактных растениях, по изменению содержания O_2 в питательном растворе	20	11.4	Гравийная	В течение эксперимента корневая система находилась в герметически замкнутом сосуде, заполненном гравием и питательным раствором	Buschnell, 1956
Томаты	5—7-дневные растения	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	25	8.6—11.4	Проращивали на влажной фильтровальной бумаге	Корни проростков отделяли и переносили в сосудики Варбурга, содержащие 3 мл стерильного питательного раствора	Henderson, Staufer, 1944

Продолжение

Вид	Возраст растения, фаза развития	Метод измерения	Температура измерения, °C	Интенсивность дыхания	Культура	Способ подготовки материала к эксперименту	Литературные данные
				мг O_2/г сыр. в.·ч			
Пшеница	Проростки	На корневых сегментах, по изменению концентрации O_2 в питательном растворе	20	0.4	Водная	Корни длиной 10—12 см разрезали на сегменты по 20 мм	Lundegårdh, 1954
Ячмень	7—13-дневные растения	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	25	0.1—0.4	»	Корни промывали дистиллированной водой и разрезали на сегменты	Willis, Yemm, 1955
Кукуруза	6—15-дневные растения	На отделенных корнях, манометрический метод	20	0.1—0.2	»	Корни отделяли от растений и переносили в сосудики	Мазель, 1969
	4—6-недельные растения	На интактных растениях, по изменению концентрации O_2 в питательном растворе	25	0.4—0.6	»	В течение всего эксперимента корни находились в питательном растворе	Jensen, 1960
Люпин	2—8-дневные растения	На корневых сегментах, манометрический метод Варбурга	22		»	Корни отделяли от проростков, разрезали на сегменты	Обручева, 1965
	меристема			0.8—0.9			
	зона растяжения			0.5—0.9			
	зона корневых волосков			0.3—0.5			
Подсолнечник	Фаза двух пар листьев	На корневых сегментах, манометрический метод	25	0.3	»	Вырезали сегменты из средней части боковых корней	Можаева, Пильщикова, 1968
Томаты	4—6-недельные растения	На интактных растениях, по изменению содержания O_2 в питательном растворе	25	0.4—1.1	»	В течение эксперимента корни находились в питательном растворе	Jensen, 1960
Лук	42 ч	На корневых сегментах, манометрический метод	30	1.0—1.5	»	Корни разрезали на сегменты на сухой фильтровальной бумаге	Norris, 1951
Хрен	Не указан	На пластинках корня по изменению содержания O_2 в питательном растворе	20	0.1	Не указана	Корень диаметром 12 мм разрезали на пластики толщиной 1—2 мм	Lundegårdh, 1954

деляется или поглощается за единицу времени определенным количеством растительного материала. Мерой последнего могут служить единица сырого или сухого веса, белкового азота, количество клеток и др. Однако ни одна из них не является истинной единицей количества дышащей массы (Джеймс, 1956). Поэтому использование той или иной меры количества растительного материала должно быть оправдано обстоятельствами и задачами исследования в каждом конкретном случае.

В таблице собраны данные разных авторов по интенсивности дыхания корней травянистых растений, а также некоторых полукустарничков, принимающих участие в строении травяных фитоценозов. Материал разбит на две группы: данные по выделению углекислоты и поглощению кислорода. Для сравнения приводится интенсивность дыхания корней сельскохозяйственных растений.

Скорость выделения CO_2 корнями сельскохозяйственных растений в интервале температур 20—25° С лежит в пределах 0.1—15.7 мг/г сух. в.·ч. Самые высокие величины наблюдаются в начале вегетации, а к концу вегетации интенсивность дыхания корней снижается. Так, у зерновых злаков в течение вегетационного периода интенсивность дыхания корней изменяется от 9.0 до 1.1 мг CO_2/г сух. в.·ч. Самая высокая величина интенсивности дыхания корней — 15.7 — получена в эксперименте с корнями молодых растений томатов (Henderson, Staufer, 1944). Темновое дыхание листьев травянистых культурных растений (по данным разных авторов) при 20° С составляет 3—8 мг CO_2/г сух. в.·ч (Лархер, 1978). Таким образом, корни травянистых культурных растений имеют интенсивность дыхания такого же порядка, что и листья.

Углекислотный газообмен корней дикорастущих травянистых растений при температуре 20—25° характеризуется в основном величинами 0.7—6.2 мг/г сух. в.·ч, что несколько ниже, чем у культурных. Высокой интенсивностью дыхания корней отличаются луговые растения — 2.1—5.1. Очень высокая величина интенсивности дыхания корней растений райграса (21.4) получена в специфических условиях эксперимента, когда растения после трехдневного пребывания в условиях слабого освещения подвергались действию света высокой интенсивности (Hansen, 1977). Видимо, усиление дыхательного газообмена связано с перестройкой обмена веществ при резкой смене светового режима. В аналогичных экспериментах усиление дыхания корней наблюдал K. Schäfer (1971). Интенсивность дыхания корней степных растений ниже, чем у луговых, и составляет 0.8—2.3 (Наумов, 1978). Дыхание корней арктических растений при тех же температурных условиях равно 1.2—1.9 мг CO_2/г сух. в.·ч (Billings et al., 1977). Относительно низким дыханием отличаются корневища растений прудов и болот (Laing, 1940).

Кислородный обмен корней дикорастущих видов изучался у растений песчаной пустыни (Алексеева, 1969). У эфемеров поглощение кислорода составляло 0.2—0.4 мг O_2/г сух. в.·ч. Лишь у *Eremopyrum bonaepartis* получена величина 2.2. У корней однолетних солянок интенсивность поглощения O_2 0.1—0.5 мг/г сух. в.·ч.

По технике проведения эксперимента выделяются следующие группы методов: 1) в экспериментальной замкнутой камере (по изменению давления); 2) в растворе (по изменению концентрации O_2); 3) в токе воздуха (по изменению концентрации CO_2 в потоке воздуха, просасываемого через экспериментальную камеру). Ни один из этих методов нельзя признать совершенным. Так, манометрическим методом можно измерять лишь интенсивность дыхания отделенных корней. Кроме этого, необходимо в специальных опытах доказать отсутствие влияния атмосферы замкнутой камеры. Два других метода позволяют проводить измерение на интактных растениях. Но и в этом случае газовая среда экспериментальной камеры значительно отличается от атмосферы почвенного воздуха. Несмотря на это, разброс величин интенсивности дыхания корней, полученных разными методами, сравнительно небольшой.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ

1. Отделение корней от надземных органов

Этот вопрос имеет большое значение среди методических вопросов определения интенсивности дыхания корней. На растениях кукурузы было показано, что снижение интенсивности дыхания отделенных корней происходит в две стадии: в течение первых нескольких часов выделение CO_2 быстро снижается, а затем сменяется постепенным падением (Джеймс, 1956). Такое же быстрое снижение (50% и более в течение 1 ч) после отделения корней наблюдалось у сои (Koster, 1963), однако далее интенсивность дыхания почти не изменялась. G. Harris (1930), изучая выделение CO_2 корнями фруктовых деревьев, пришел к выводу, что любое, даже легкое повреждение корня дает в результате временное увеличение его дыхательной активности.

Результаты прямого сравнения интенсивности дыхания отделенных корней и интактных корневых систем (Billings et al., 1977) показали, что отделенные корни растений *Dupontia fisheri* и *Carex aquatilis* дышали интенсивнее, чем интактные корневые системы. Однако авторы объясняют это тем, что интактные системы, по-видимому, имели большое количество старых корней. A. Osman (1971) на растениях пшеницы одинакового возраста, выращенных в поле (корневые системы повреждались при выкапывании) или в питательном растворе (корни оставались интактными), получил близкие величины.

Метод сравнения дыхания интактного растения и суммарного дыхания растения, расчлененного на органы, был использован в ряде работ (Austin, Mac Lean, 1972; Куперман, Хитрово, 1977, и др.). В некоторых вариантах опыта авторы первой работы обнаружили небольшое увеличение дыхания расчлененного растения фасоли по сравнению с интактным. Скорость поглощения O_2 корнями пшеницы не изменялась при отделении корневой системы от надземных органов (Куперман, Хитрово, 1977; Wiedenroth, Poskuta, 1978), а также при расчленении корней конских бобов и пшеницы на части (Куперман, Хитрово, 1977).

Таким образом, на величину интенсивности дыхания корней влияет не только методика измерения, но и подготовка растительного материала к эксперименту. Задача измерения дыхания корней растений, произрастающих в полевых условиях, осложняется повреждением растений при выкапывании и отмывке корневых систем от почвы, отделением корней от надземных органов. При этом наблюдается временное более или менее значительное усиление дыхания.

2. Влияние концентрации CO_2 и O_2 в среде на интенсивность дыхания корневых систем

Газовый состав среды, в которой обычно измеряют дыхание корней, значительно отличается от естественной атмосферы почвенного воздуха. Влияние концентрации CO_2 и O_2 в среде следует учитывать при изучении обмена как кислорода, так и углекислоты корнями.

Присутствие CO_2 в концентрации 10 и 15% не замедляло скорости поглощения O_2 корнями картофеля (Bushnell, 1956). Устойчивость к высокой концентрации CO_2 проявляли и корни растений пшеницы (Куперман, Хитрово, 1977). Однако методический подход, использованный в последней работе, — измерение поглощения кислорода корнями, собранными в рыхлый комок, помещенный в экспериментальную камеру, по-видимому, нельзя считать достаточно строгим.

Более высокую интенсивность погощения O_2 в атмосфере чистого кислорода по сравнению с воздухом наблюдали W. Norris (1951) на корнях лука, К. Рамсхорн (1961) — у корневой меристемы конских бобов. Изучая кислородный обмен корней интактных растений пшеницы в водной среде, E. Wiedenroth и J. Poskuta (1978) установили линейный характер зависимости между поглощением кислорода корнями и его концентрацией в питательном растворе.

Нами в литературе не обнаружены данные о влиянии концентрации CO_2 в среде на ее выделение корнями растений. Предполагая, что такое влияние есть, Рамсхорн (1961) ставит вопрос о применимости манометрического метода Варбурга для измерения дыхания корней, при котором содержание CO_2 в атмосфере экспериментальной камеры близко к нулю.

3. Температурная зависимость дыхания корней

В естественных условиях корневые системы растений подвержены воздействию различной температуры. При этом изменение интенсивности дыхания, по-видимому, следует за изменением температуры. M. Huck и др. (1962) в опытах с интактными растениями кукурузы отметили некоторый параллелизм между температурой питательного раствора и дыханием корней. Интенсивность дыхания корней, измеряемая в экспериментах при определенной температуре, может зависеть от того, насколько резкой является смена температуры окружающей среды при перенесении корней в экспериментальную камеру и от того, выше или ниже исходная температура корня по сравнению с экспериментальной. Изучая действие возрастающих и снижающихся температур на интенсивность дыхания корней интактных растений кукурузы и томатов, G. Jensen (1960) показал, что последействие температурных условий, в которых находились корни перед измерением, сильнее сказывается на выделении углекислого газа, чем на поглощении кислорода.

Температурную зависимость дыхания корней изучали на интактных растениях кукурузы и томатов (Jensen, 1960), пшеницы (Osman, 1971), ежи и райграса (Schäfer, 1971), а также на некоторых видах арктических растений (Billings et al., 1977). Анализ ранних работ, выполненных в основном на отделенных корнях, приводится В. Джеймсом (1956). Показано, что температурные кривые интенсивности дыхания корней, как отделенных, так и интактных, близки по своему характеру к экспоненциальным. Вычисленный на основании этих кривых температурный коэффициент Q_{10} лежит обычно в пределах 1.5—3.0. С повышением температуры и длительности ее воздействия Q_{10} уменьшается.

4. Освещенность надземной части растений

Функционирование корневой системы растения происходит в соответствии с ростом и развитием надземных органов, поэтому на дыхание корней влияют условия освещения надземной части растения. Так, M. Huck с соавторами (1962) наблюдали суточные колебания дыхания корней интактных растений кукурузы, сои и *Derris elliptica* Wall. Они установили, что дыхание корней интактных растений было самым интенсивным днем, когда солнечная радиация была высока. Однако у кукурузы и сои суточные колебания интенсивности дыхания корней могли быть связаны не только с увеличением освещенности надземной части, но и с увеличением в дневные часы температуры питательного раствора (колебания температуры достигали 5° C). В экспериментах с *D. elliptica* проводили термостатирование питательного раствора. Но и в этом случае дыхание корней было самым высоким в середине дня. На отделенных корневых системах суточные изменения в дыхании обнаружены не были.

Флуктуации корневого дыхания, индуцированные фотопериодом разной длительности, описаны для пшеницы (Neales, Davies, 1966) и райграса (Hansen, 1977). Дыхание корней этих растений имело 24-часовой цикл с двумя характерными максимумами через 4—6 и 14—16 ч от начала фотопериода. Суточная ритмика дыхания корней райграса не нарушалась при изменении длительности фотопериода от 8 до 16 ч. В опытах с растениями пшеницы сокращение фотопериода до 3 ч приводило к появлению только одного первого максимума. Дыхание корней люцерны (Pearson, Hunt, 1972) в течение 15-часового фотопериода достигало максимального значения за 3—4 ч и далее менялось мало. С наступлением темнового периода дыхание корней постепенно снижалось.

Цикличность дыхания корней, видимо, связана с ритмикой ассимиляционной деятельности зеленых органов. Osman (1971), затеняя растения пшеницы, наблюдал почти немедленное снижение дыхания корней. После освещения побегов дыхание корней вновь возрастало. Дыхание корней ежи и райграса, находящихся в течение нескольких дней при высокой освещенности, было выше, чем у растений, находящихся при низкой освещенности (Schäfer, 1971). По-видимому, интенсивность дыхания корневой системы зависит от величины текущего фотосинтеза и потока ассимилятов, поступающих в корни. У проростков *Tsuga canadensis* дыхание корней большую часть светового периода было связано с интенсивностью фотосинтеза линейной зависимостью (Szaniawski, Adams, 1974). Однако на основании того, что отделение корней у пшеницы не влияло на поглощение ими кислорода в течение 3 ч, Wiedenroth и Poskuta (1978) приходят к выводу, что дыхание корней не связано с потоком ассимилятов или дыхательными субстратами, образующимися в побегах. Противоречивость этих данных можно объяснить различным фондом запасенного дыхательного материала в исследуемых растениях.

ДЫХАНИЕ РОСТА И ДЫХАНИЕ ПОДДЕРЖАНИЯ У КОРНЕЙ

Дыхание целого растения определяется величиной гросс-фотосинтеза и величиной уже накопленного сухого веса. Эту зависимость записывают в виде уравнения

$$R = kP + cW,$$

где R — дыхание целого растения, P — гросс-фотосинтез, W — сухой вес всего растения, k и c — константы (McCree, 1970). Составляющие дыхания, связанные с фотосинтезом (или приростом) и с величиной уже образованного сухого веса, получили название «дыхание роста» (growth respiration) и «дыхание поддержания» (maintenance respiration) соответственно. Такое разделение может быть использовано и для отдельных органов, в частности для корней. Коэффициенты k и c обозначают соответственно долю от вновь образовавшегося сухого вещества (прироста) и уже накопленного сухого вещества, используемого в процессе дыхания. Высокие величины k и c указывают на низкую эффективность дыхания. H. Lambers (1979) определил k и c для корней 14 видов растений разных мест обитания, использовав для этого корреляцию между количеством поглощенного корнями кислорода, отнесенным к единице вновь образовавшегося сухого вещества, и сухим весом корней в условиях линейного роста. Он показал, что растения различаются по эффективности дыхания корней.

Образующиеся в растениях ассимиляты используются в процессах роста, запасания и поддержания. Однако эффективность превращения ассимилятов в сухое вещество в корнях и побегах может быть разной. Так, коэффициент использования ассимилятов в процессах роста корней *Senecio aquaticus*, *S. jacobaea* и *Lolium multiflorum* был значительно ниже, чем у побегов (Hansen, Jensen, 1977; Hansen, 1979; Lambers et al., 1979). Коэффициент дыхания поддержания оказался выше у корней исследованных растений по сравнению с побегами. Для объяснения более высоких k и c корней по сравнению с побегами предлагается модель превращения энергии в растении (Lambers, 1979), согласно которой часть ассимилятов, поступающих в корни, «бесполезно» окисляется в альтернативной окислительной цепи с низкой фосфорилирующей способностью. По мнению Lambers и соавторов, доля дыхания, осуществляемого альтернативной дыхательной цепью, у изученных видов составляет около 70% дыхания корней

(Lambers, Smakman, 1978; Lambers, Steingröver, 1978), тогда как в побегах этот путь не активен (Lambers et al., 1979). У двух арктических видов *Astragalus umbellatus* и *Valeriana capitata* коэффициент дыхания поддержания у корней, полученный методом длительного затенения, был ниже, чем у побегов (Семихатова и др., 1979). По-видимому, в условиях экстремальных температур значительно возрастают требования к поддержанию клеточных белковых структур в надземных органах, испытывающих более резкие смены температуры по сравнению с корнями.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ГАЗООБМЕН КОРНЕВЫХ СИСТЕМ РАСТЕНИЙ КАК КОМПОНЕНТ «ДЫХАНИЯ ПОЧВЫ»

Выделение CO_2 с поверхности почвы («дыхание почвы») обусловлено деятельностью почвенных животных, микроорганизмов, дыханием корневых систем растений, а также физико-химическими процессами, протекающими в самой почве. Оценить вклад каждого из компонентов в общий поток CO_2 из почвы методически довольно трудно. Длительное время работы по изучению дыхания почв проводили на агрономическом фоне под различными сельскохозяйственными культурами. Сравнительные исследования потока CO_2 с поверхности паровых участков и участков посева позволили приблизительно оценить дыхание подземных органов некоторых культур в полевых условиях (Макаров, 1952; Monteith et al., 1965; «Южные черноземы. . .», 1974; Mogensen, 1977). Дыхание корневых систем сельскохозяйственных растений составляет до 30—40% полного дыхания почвы. Данные по дыханию корневых систем (Макаров, 1952; Monteith et al., 1965; Mogensen, 1977), полученные методом сравнения потоков CO_2 с поверхности паровых участков и участков посева, вполне согласуются с результатами лабораторных исследований (см. таблицу).

После принятия Международной Биологической Программы заметно увеличилось количество исследований дыхания почв под естественной растительностью: в тундре (Billings et al., 1977), в канадских и американских прериях (Andrews et al., 1974; Wildung et al., 1975; Warembourg, Paul, 1977; Redman, 1978), в пойменных лугах Моравии (Tesarova, Gloser, 1976). Дыхание тундровой почвы в летние месяцы составляет 2.4—6.6 г $CO_2/м^2$ в сутки, 50—80% которого принадлежит корням и корневищам растений (Billings et al., 1977). Для низкотравной прерии с доминантом *Bouteloua gracilis* дыхание почвы составило за 200 дней вегетационного периода 780 г $CO_2/м^2$, а дыхание корней — 20% этой величины (Andrews et al., 1974). F. Warembourg и E. Paul (1973, 1977) для оценки дыхания подземных органов применили $^{14}CO_2$, с помощью которой метили растения в естественных условиях под полусферическим прозрачным колпаком. Через некоторое время сравнивали потоки меченой и немеченой CO_2 на поверхности почвы, а также распределение меченого углерода в корнях до глубины 1 м и в надземных органах. По их данным, в канадской прерии с доминантами *Agropyron dasystachyum* и *Koeleria cristata* дыхание корней составляло 19% дыхания почвы (2—11 г $CO_2/м^2$ в сутки). В высокотравной прерии с доминантом *Andropogon scoparius* дыхание корней составляло 40% дыхания почвы (2.4—10.8 г $CO_2/м^2$ в сутки) (Kucera, Kirkham, 1971). Однако пересчет на единицу биомассы дает величины порядка 0.05—0.1 мг CO_2/г сух. в.·ч, что значительно ниже известных из литературы оценок дыхания корней, полученных в лабораторных опытах. Такие же низкие величины дыхания корневой массы растений пойменных лугов были получены методом почвенных блоков (Gloser, Tesarova, 1978). Причина такого расхождения, по-видимому, в недостаточной точности метода учета дышащей массы корней растений в поле. Кроме того, в экспериментах с $^{14}CO_2$ возникает методическая ошибка, связанная с нестабильностью удельной радиоактивности $^{14}CO_2$ внутри камеры из-за разбавления ее углекислотой, выделяющейся из почвы (Warembourg, Paul, 1973).

Таким образом, дыхание корней составляет значительную долю выделяемой растением углекислоты и потому его измерение важно для определения продуктивности разных видов растений. Для измерения дыхания корней как в полевых условиях, так и в лабораторных опытах необходима разработка более надежных методов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Л. Н. (1969). Дыхание как фактор продуктивности некоторых растений Юго-Западных Кызылкумов. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., Наука. — Алексеева Л. Н. (1978). Дыхательная способность корней *Ceratoides eversmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn. при разном режиме влажности почвы. Узб. биол. ж., 5. — Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., Наука. — Головко Т. К. (1978). Исследования дыхания как фактора продуктивности растений (на примере клевера красного). Автореф. канд. дис. Л. — Джеймс В. (1956). Дыхание растений. М., ИЛ. — Куперман И. А., Хитрово Е. В. (1977). Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, Наука. — Лархер В. (1978). Экология растений. М., Мир. — Мазель Ю. Я. (1969). Связь между дыханием корней и поглощением ими кальция. Агрохимия, 5. — Макаров Б. Н. (1952). Динамика газообмена между почвой и атмосферой в течение вегетационного периода под различными культурами севооборота. Почвоведение, 3. — Можаева Л. В., Пильщикова Н. В. (1968). Изучение дыхания и некоторых показателей энергетического обмена корней в связи со скоростью плача. Изв. ТСХА, 6. — Наумов А. В. (1978). О роли дыхательного газообмена в продуктивности естественных и культурных фитоценозов. Экология, 1. — Обручева Н. В. (1965). Физиология растущих клеток корня. М., Наука. — Рамсхорн К. (1961). Исследования аэробного обмена сахаров и аэробного дыхания корневой меристемы. Физиол. раст., 8, 1. — Семихатова О. А. (1968). Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. Бот. ж., 53, 8. — Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К. (1979). Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений. Физиол. раст., 26, 5. — Титлянова А. А. (1977). Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск, Наука. — Южные черноземы Северного Казахстана. (1974). Ред. У. У. Успанов. Алма-Ата, Наука. — Ястребов М. Т. (1956). Интенсивность дыхания корней, узлов кущения и листьев яровой пшеницы в связи с условиями питания. ДАН СССР, 106. 1. — Andrews R., Coleman D. C., Ellis J. E., Singh J. S. (1974). Energy flow relationships in shortgrass prairie ecosystem. In: Proc. First Intern. Congress of Ecology. Hague, Netherlands. — Austin R. B., Mac Lean M. S. M. (1972). Some effect of temperature on the rate of photosynthesis and respiration of *Phaseolus vulgaris* L. Photosynthetica, 6, 1. — Billings W. D., Peterson K. M., Shaver G. R., Trent A. W. (1977). Effect of temperature on root growth and respiration in tundra ecosystem. Barrow, Alaska. In: The Belowground Ecosystem: A synthesis of plant associated processes (ed. J. K. Marshall). Colorado State Univers., Fort Collins. — Bushnell J. (1956). Exploratory study of the rate of oxygen consumption by potato roots. Amer. Potato J., 33, 7. — Eliasson L. (1955). The connection between the respiratory gradient and the growth rate in wheat root. Physiol. Plantarum, 8, 2. — Gloser J. (1977). Photosynthesis and respiration of some alluvial meadow grasses. Acta Sci. Natur., 11, 4. — Gloser J., Tesarova M. (1978). Litter, soil and root respiration measurement. An improved compartmental analysis method. Pedobiologia, 18, 1. — Hansen G. K. (1977). Adaptation to photosynthesis and diurnal oscilation of root respiration rates of *Lolium multiflorum*. Physiol. Plantarum, 39, 4. — Hansen G. K. (1979). Influence of nitrogen form and nitrogen absence on utilization of assimilates for growth and maintenance in tops and roots of *Lolium multiflorum*. Physiol. Plantarum, 46, 2. — Hansen G. K., Jensen C. R. (1977). Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum*. Physiol. Plantarum, 39, 2. — Harris G. H. (1930). Studies on tree root activities. 2. Some factors wich influence tree root respiration. Sci. Agricult., 10, 9. — Heichel G. H. (1971). Confirming measurement of respiration and photosynthesis with dry matter accumulation. Photosynthetica, 5, 2. — Henderson J. H. M., Staufer J. F. (1944). The influence of some respiratory inhibitors and intermediates on growth and respiration of excised tomato roots. Amer. J. Bot., 31, 10. — Huck M. G., Hageman R. H., Hanson J. B. (1962). Diurnal variation in root respiration. Plant Physiol., 37, 3. — Jensen G. (1960). Effect of temperature and shifts in temperature on the respiration of intact root systems. Physiol. Plantarum, 13, 4. — Koster A. L. (1963). Changes in metabolism of isolated root systems of soy bean. Nature, 198, 4881. — Kucera C. L., Kirkham D. R. (1971). Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. Ecology, 52, 5. — Laing H. E. (1940). Respiration of rhizomes of *Nuphar advenum* and other water plants. Amer. J. Bot., 27, 7. — Lambers H. (1979). Efficiency of root respiration in relation to growth rate, morphology and soil composition. Physiol. Plantarum, 46, 2. — Lambers H., Noord R., Posthumus F. (1979). Respiration of *Senecio* shoots: inhibition during photosynthesis, resistance to cyanide and relation to growth and maintenance. Physiol. Plantarum, 45, 4. — Lambers H., Smakman G. (1978). Respiration of the roots of flood-tolerant and flood-intolerant *Senecio* species: affinity for oxygen and resistance to cyanide. Physiol. Plantarum, 42, 2. — Lambers H., Steingröver E. (1978). Efficiency of root respiration of flood-tolerant and flood-intolerant *Senecio* species as effected by low oxygen tension. Physiol. Plantarum, 42, 2. — Ledig F. T., Drew A. P., Clark J. G. (1976). Maintenance and constructive respiration, photosynthesis and net assimilation rate in seedlings of pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). Ann. Bot., 40, 166. — Lundegårdh H. (1954). Enzyme systems conducting the aerobic respiration of roots of wheat and rye. Arkiv för kemi, 7, 50. — McCree K. J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled condition. In: Prediction and measurement of photosynthetic production. Wageningen. — Mogensen V. O. (1977). Field measurements of dark respiration rate of root and aerial parts in italian ryegrass and barley. J. Appl. Ecol., 14, 1. — Monteith J. L., Szeicz G., Yabuki K. (1965). Crop photosynthesis and the flux of carbon dioxide below the canopy. J. Appl. Ecol., 1. — Neales T. F., Davies J. A. (1966). The effect of photoperiod duration upon the respiratory activity of the roots of wheat seedlings. Aust. J. Biol. Sci., 19, 3. — Norris W. E., Jr. (1951). Studies of onion root respiration. 5. Effect of culturing, temperature and seed sample on root respiration and diameter. Biochim. Biophys. Acta, 7, 2. — Osman A. M. (1971). Root respiration of wheat plants as influenced by age, temperature and irradiation of shoots. Photosynthetica, 5, 2. — Pearson C. J., Hunt L. A. (1972). Studies on the daily course of carbon exchange in alfalfa plants. Canad. J. Bot., 50, 6. — Redman R. E. (1978). Soil respiration in mixed grassland ecosystem. Canad. J. Soil Sci., 58, 2. — Schäfer K. (1971). Zur quantitativen Bestimmung der Atmung von Gräserwurzeln. Z. Acer- und Pflanzenbau, 133. 2. — Scheibe A., Meyer zu Drewer. (1959). Vergleichende Untersuchungen zur Atmungintensität der Wurzeln unterschiedlicher Genotypen bei Getreidearten. Z. Acer- und Pflanzenbau, 108, 2. — Szaniawski R. K., Adams M. S. (1974). Root respiration of *Tsuga canadensis* seedlings as influenced by intensity of net photosynthesis and dark respiration of shoots. Amer. Midl. Natur., 91, 2. — Tesarova M., Gloser J. (1976). Total CO_2 output from alluvial soils with two types of grassland communities. Pedobiologia, 16, 5. — Warembourg F. R., Paul E. A. (1973). The use of $^{14}CO_2$ canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant—soil system. Plant and Soil, 38, 2. — Warembourg F. R., Paul E. A. (1977). Seasonal transfers of assimilated ^{14}C in grassland: plant production and turnover, soil and plant respiration. Soil Biol. Biochem., 9, 4. — Wiedenroth E., Poskuta J. (1978). Photosynthesis, photorespiration, respiration of shoots and respiration of roots of wheat seedlings as influenced by oxigen concentration. Z. Pflanzenphysiol., 89, 3. — Wildung R. E., Garland T. R., Bushbom R. L. (1975). The interdependent effects of soil temperature and water content on soil respiration rate and plant root decomposition in arid grassland soils. Soil Biol. Biochem., 7, 6. — Willis A. J., Yemm E. W. (1955). The respiration of barley plants. 8. Nitrogen assimilation and the respiration of the root system. New Phytol., 54, 2.

Институт почвоведения
и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 30 IV 1980.

SUMMARY

Papers on respiration of roots in wild and cultured plants are observed. The problems of the method of measuring the rate of respiration of roots under laboratorial and natural field conditions are considered on the basis of the published data.

УДК 581.1

В. Лархер

ЦЕЛИ, МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ ФИТОЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ТИРОЛЬСКИХ АЛЬП

V. LARCHER. AIMS, METHODS, AND RESULTS OF THE PHYTOECOLOGICAL STUDIES IN THE TYROL ALPS ECOSYSTEMS

Дается обзор работ по экологии и физиологии растений, проведенных в высокогорьях Австрии. Описываются особенности растений субнивального и нивального поясов, обеспечивающие их выживаемость в суровых условиях. Оцениваются продуктивность, фотосинтетическая способность, устойчивость, водный режим и минеральный обмен высокогорных кустарничков.

Задачи экологических исследований

Целью экологических исследований являются количественное определение и причинный анализ структурных и функциональных взаимосвязей между организмами и окружающей средой. Для любого экологического исследования характерен интегрирующий подход к анализу наблюдений, а для исследования экосистем дополнительно — совместная работа представителей различных научных дисциплин.

В зависимости от постановки вопроса, структуры, размеров исследуемого биогеоценоза и технических возможностей работы экологические исследования могут включать различные ступени интеграции.

Первая ступень интеграции: влияние среды на отдельные растения. Там, где встречаются несомкнутые сообщества, как правило, в экстремальных местообитаниях, отдельные растения подвергаются непосредственному влиянию абиотических условий внешней среды. Биоклиматические, почвенные и экофизиологические изменения дают материал для каузального объяснения особенностей жизни и возможностей произрастания этих растений в свойственных им местообитаниях. Интегрирующий метод включает определение реакции растений на существующие комбинации параметров внешней среды и вероятности наступления опасных для жизни ситуаций.

Исследования такого рода могут производиться небольшими рабочими группами или даже отдельными исследователями; и уже за три-пять лет могут дать основные результаты для характеристики экологических особенностей изучаемых растений и местообитания.

Вторая ступень интеграции: растительное сообщество и среда. Сомкнутые растительные сообщества создают особый фитоклимат и влияют на почвообразование. Влияние абиотических факторов среды на отдельные растения в сообществе ослабляется и изменяется. Проявляются специфические воздействия сообщества, как например, конкуренция за место, за питание, изменения в морфогенезе, что влияет на отношение отдельных растений к абиотическим факторам среды. При экологических исследованиях растительных сообществ необходимо также принимать во внимание различное поведение отдельных растений, произрастающих вне сообщества. Основательные исследования экологии растительных сообществ включают много вопросов и могут проводиться только группами исследователей. Даже при достаточном обеспечении людьми и инструментами для таких исследований требуется от 5 до 10 лет. Для обработки данных рекомендуется привлекать специалистов по системному анализу. Для исследований на этой ступени интеграции требуется несколько лет, так как данные измерений должны дать представление не только о влиянии факторов среды на растения в сообществе, но также о влиянии сообществ на факторы среды.

Третья ступень интеграции: биоценоз и среда. При полном изучении экосистем учитываются все организмы биоценоза и все взаимосвязи между отдельными группами организмов и средой во всей их полноте. В первую очередь выясняются функции всей системы и существующие взаимосвязи: потоки энергии, передвижение питательных веществ, круговорот веществ, процессы информации и интерференции, а также механизмы регуляции. В исследовании экосистем на этой ступени интеграции должны принимать участие представители различных научных дисциплин и оно должно быть долгосрочным. Ученые различных специальностей, использующие особые для каждой научной дисциплины методы, работают совместно. Планирование, координацию и обработку данных лучше передать экологу — специалисту по системному информационному анализу. Существенной для успешного и полного изучения экосистем является строгая синхронизация различных разделов исследования, поэтому следовало бы предусмотреть время, необходимое для внесения соответствующих уточнений, чтобы исследователи разных специальностей приобрели бы достаточный опыт четкой и согласованной совместной работы. Исследования такого рода требуют минимум 10—15 лет, и их можно начинать только при условии, если рабочая группа за этот промежуток времени не претерпит изменений в личном составе.

Экологические исследования в горах

Ни одна форма ландшафта не предоставляет экологу более заманчивых возможностей, чем горы с их разнообразием жизненных сред, находящихся на небольшом расстоянии друг от друга. От понижений в долинах до горных вершин размещается серия характерных поясов растительности, что связано с закономерным изменением условий местообитания с возрастанием высоты. С увеличением высоты для большинства растений изменяются в неблагоприятную сторону климат и почвенные факторы.

До границы леса условия окружающей среды изменяются медленно. Но выше области сомкнутого леса можно наблюдать в пределах ограниченного пространства в зависимости от рельефа местности значительное разнообразие климатических условий, а в связи с ними — и растительных сообществ. Помимо этого, сильно возрастает амплитуда колебаний микроклиматических факторов.

Горные экосистемы, таким образом, характеризуются неблагоприятной для жизни средой; они могут существовать лишь при том условии, что отдельные виды и сообщества различных организмов приспособлены к суровым условиям жизни. При этом требования организмов к окружающей среде должны по возможности соответствовать местным условиям. Обитатели высокогорий на всех стадиях развития должны быть устойчивыми к климатическим воздействиям.

Анализ экосистем в горах, как и везде, исходит из продукционной экологии, но он не должен ограничиваться этим, а должен включать выяснение стратегии жизни растений и животных и, основываясь на наблюдениях по экологии репродукции, давать представление о возможностях и границах размножения и распространения разных видов.

Методические особенности экологической работы в горах

Любая экологическая работа, в особенности исследование экосистем, может иметь успех лишь в том случае, если с самого начала процесс исследования как в отношении программы, так и методов исследования будет тщательно распланирован в расчете на интегрирование его результатов. При исследовании горных экосистем возникают дополнительные методические и технические затруднения вследствие изменения условий среды в пределах небольших территорий и из-за трудной доступности мест, где производятся измерения, поэтому сперва начинают с изучения более простых вопросов и только потом, используя добытый при этом опыт, приступают к исследованию последующих, высших ступеней интеграции. Для того чтобы учесть изменчивость условий среды в пределах небольших территорий в течение коротких промежутков времени, надо эффективно комбинировать интенсивные измерения на хорошо оборудованных стабильных станциях с использованием более простой, но зато подвижной аппаратуры. Постоянные станции представляют непрерывные данные для особо репрезентативных участков и детальную картину жизненных условий и определенных жизненных функций за продолжительный промежуток времени (по возможности более чем за несколько лет). Эти стационары должны находиться под контролем и быть обеспечены энергией. Для сравнительных измерений более подходят переносимые вручную приборы, на которых можно сразу получить данные измерений. Отсюда следует, что проекты экологических исследований в большом масштабе в горах требуют не только особенных затрат на оборудование, но, помимо этого, могут быть проведены лишь при участии достаточно большого числа научных и технических сотрудников.

Экологические исследования в высокогорьях Австрии

Экспериментально-экологическое исследование в горах Австрии имеет давние традиции. Еще в прошлом веке Ф. Унгер и А. Кернер получили важные результаты не только о связи между распространением растений и химическим составом почвы, но и о влиянии на растения климатических факторов. В горах вокруг Инсбрука в первой половине нашего столетия А. Пизек и его сотрудники первыми экспериментально исследовали водный режим, углеродный обмен и устойчивость различных горных растений. Экологические проблемы границы леса интенсивно разрабатываются на протяжении примерно 20 последних лет на Субальпийской лесной исследовательской станции государственного ведомства по изучению лесов на Патшеркофеле у Инсбрука, которая обладает исключительно хорошо оборудованной лабораторией (руководитель W. Tranquillini). Во исполнение Международной Биологической Программы в Институте общей ботаники (Инсбрук) с 1966 по 1976 г. проводили исследования экологии растений в нивальном поясе и в альпийской кустарниковой пустоши (Larcher, 1977b). Исследования вели главным образом в трех экологически характерных высотных поясах: 1) в области перехода от субальпийского к альпийскому поясу, чуть выше границы леса; 2) на верхней границе кустарничковых пустошей в альпийском поясе и 3) в нивальном поясе у верхней границы распространения цветковых растений. Одновременно подробно изучали устойчивость к низкой температуре хионофильных и хионофобных высокогорных растений. Комплексные (с участием различных специалистов) исследования экосистем проводятся последнее время в рамках австрийской высокогорной программы «Человек и Биосфера» (ЧИБ) в Высоком Тауэрне (Валлакхауз) и в Тирольских Центральных Альпах (Альпийская исследовательская станция Обергургль в Эцтале—Franz, 1975). Австрийская программа ЧИБ вступила в фазу планирования и подготовки в 1973 г., а уже с 1975 г. по ней проводятся климатологические, почвенные, гидрологические и почвенно-геологические, зоологические и микробиологические исследования и определения растительной продукции в альпийском поясе, а также ведутся антропогеографические и социоэкономические исследования. Помимо этого, в проекте ЧИБ принимает участие мобильная рабочая группа, которую можно перебрасывать на короткие промежутки времени в разные места для изучения экосистем (Cernusca, 1975).

Стратегия выживания цветковых растений в субнивальном и нивальном высотных поясах

Цель исследования: оценка продукции веществ, роста, запасания веществ, использование энергии и устойчивость цветковых растений нивального пояса.

Исследования в первую очередь должны были выяснить, как при неблагоприятных условиях жизни у кромки ледников цветковые растения могут сохранить положительный углеродный баланс и как они приспособлены к экстремальным воздействиям климата (в первую очередь к низкой температуре и к заморозкам в течение вегетационного периода). Так как растения в нивальном поясе существуют всегда обособленно и не конкурируют друг с другом, экофизиологические исследования должны были дать исчерпывающие сведения о взаимосвязи между растением и окружающей средой. Сравнение измерений в полевых условиях с лабораторными определениями должно было, кроме того, выяснить, насколько генетическая норма реакции различных видов растений исчерпывается и варьирует в естественных условиях обитания. Определения биомассы, продуктивности и использования энергии могли бы дать основу для сравнения с несомкнутыми растительными группировками арктической тундры.

Место работы: Высокий Небелькогель, 3184 м над ур. м., Тирольские Центральные Альпы между Стубайталем и Эцталем (Moser, 1967, 1973; Brzoska, 1973; Zachhuber, Larcher, 1978); Тирольские Центральные и Известковые Альпы (Kainmüller, 1975; Lacher, Wagner, 1976).

Основные исследованные растения: *Ranunculus glacialis* и розеточные растения родов *Primula*, *Senecio*, *Tanacetum* и *Soldanella*; травянистые, образующие подушки растения из родов *Cerastium*, *Androsace*, *Minuartia*, *Saxifraga*, *Silene*; кроме того, *Carex firma*, *Festuca halleri* и различные виды лишайников.

Программа исследований: длительная регистрация макро- и микроклимата в различных местообитаниях растений; наблюдение над процессами вегетации и репродукции; определение биомассы, продуктивности, накопления крахмала и жиров, содержания энергии в растениях и ее использование; причинный анализ продуктивности при продолжительной регистрации обмена CO_2 у нескольких фанерогамных видов; наблюдение над действием мороза в естественных условиях; дополнительные лабораторные исследования устойчивости к температуре высокогорных растений; выявление температурных границ фотосинтеза.

Методы. Для исследования климата использовали стандартное оборудование, измерение радиации звездными пиранометрами и измерение температуры электротермометрами на растениях, на поверхности почвы и на различных ее глубинах в нескольких местообитаниях. Для продолжительной регистрации этих факторов употребляли самописцы и фотографические интеграторы (Moser, 1971, Cernusca, Moser, 1969).

Биомассу и продуктивность оценивали с помощью метода укосов (Brzoska, 1973), анализа запасных веществ (гистохимический анализ) и определения содержания энергии в растительном материале (калориметрия). Проводили измерение обмена CO_2 с использованием инфракрасного газоанализатора в открытой системе при естественном содержании CO_2 в воздухе. Реципиенты проб: вентилируемые мешки для разложения массы. Временами устанавливалась климатическая аппаратура фирмы «Siemens—Sirigor».

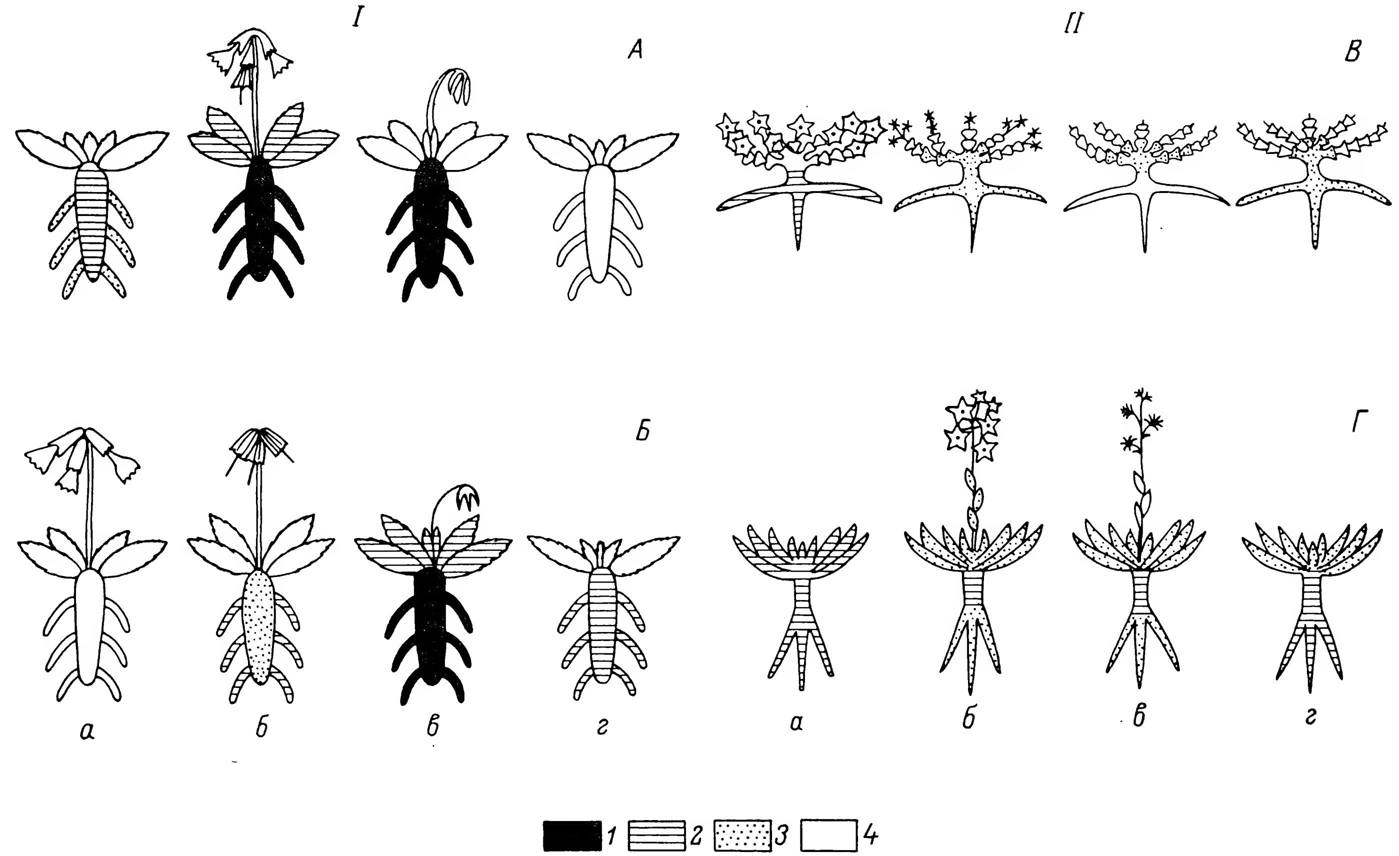
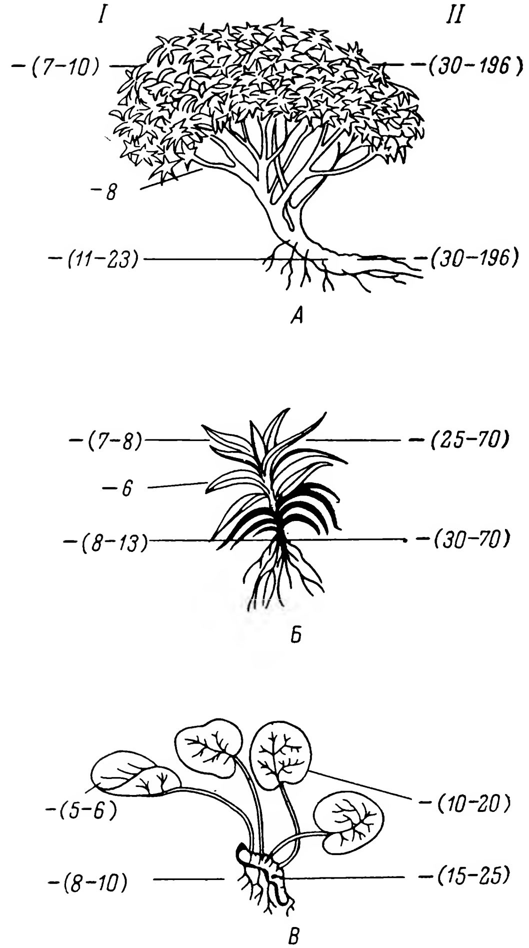


Рис. 1. Годичная динамика накопления крахмала (*I*) у видов *Primula* и жиров (*II*) у видов *Saxifraga* на различных высотах в Альпах (по: Zachhuber, Larcher, 1978).

А — *Primula glutinosa*, 2600 м; *Б* — *P. veris*, 960 м; *В* — *Saxifraga oppositifolia*, 2400—2600 м; *Г* — *S. paniculata*, 1200 м. *а* — весна, *б* — лето, *в* — осень, *г* — зима; *1* — максимальное накопление, *2* — среднее, *3* — слабое, *4* — нет накопления.

Рис. 2. Минимальная и потенциальная морозостойкость хионофобных подушковидных растений *Silene acaulis* (*А*), *Carex firma* (*Б*) и хионофильного розеточного растения *Soldanella alpina* (*В*) летом (*I*) и зимой (*II*).

В качестве показателя морозоустойчивости приводится температура (°С), при которой наступает 50%-е повреждение (по: Kainmüller, 1974).



Устойчивость к температуре определяли путем промораживания в охлаждающих камерах с автоматическим управлением температуры (Larcher, 1968, 1977а) и с помощью прогрева в термостатах.

Важнейшие результаты: в высокогорьях цветковые растения адаптированы к неблагоприятным условиям жизни благодаря следующим особенностям.

а. Произрастание в более благоприятных по микроклимату местах (защищенные от ветра более теплые местообитания).

б. Приспособление обмена веществ к климату местообитания: широкий температурный оптимум нетто-фотосинтеза (Moser, 1965), соответствующий температуре листьев, которая в естественных условиях измеряется чаще всего в дни хорошей погоды (Moser, 1973).

в. Быстрое использование благоприятных ситуаций погоды для обмена веществ. Так, после холодной ночи и даже после ночных заморозков до —5° С поглощение CO_2 утром происходит без задержки, только при замерзании почвы поглощение CO_2 затрудняется вследствие недостатка поступления воды.

г. Обильное накопление крахмала и жиров: подземные части растений накапливают резервные вещества в определенном ритме, зависящем от вида растения и от высоты над уровнем моря (рис. 1). При неблагоприятной погоде накопленные углеводы мобилизуются в течение нескольких дней, вследствие чего в калорийности растительного материала происходят значительные, но непродолжительные колебания (Brzoska, 1971). Средний запас энергии в запасающих органах обычно увеличивается с возрастанием высоты над уровнем моря (особенно у растений, накапливающих жиры). В нивальном поясе это может быть жизненно важным, так как, например, *Ranunculus glacialis* после особенно снежных зим за лето не освобождается от снега, оставаясь иногда до 18 месяцев и более под его покровом (Moser, 1968).

д. Раннее заложение цветков: большинство высокогорных растений закладывает свои цветки уже за год до их распускания. Видам *Primula* и некоторым видам *Saxifraga* на высоте 2600 м над ур. м. требуется от 300 до 390 дней от заложения цветковых примордий до распускания цветков. Однако *Saxifraga aizoides* и *Cerastium uniflorum* могут закончить развитие

ТАБЛИЦА 1

Температурные границы нетто-фотосинтеза ($Ф_н$), последействие высокой температуры на обмен CO_2, точка замерзания ткани и устойчивость листьев различных горных растений летом

Растения	Морозоустойчивость				Жаростойкость					
	нижняя граница $Ф_п$	точка замерзания ткани	повреждение листьев		верхняя граница $Ф_н$	последействие нагрева на обмен CO_2			повреждение ткани	
			нет	полное		обратимое за		необратимое	нет	полное
						1 день	2 дня			
Кустарнички										
Arctostaphylos uva-ursi	—7.5	— (7—8)	—7	—9	47	48	49	54	50	54
Loiseleuria procumbens	—6	— (6—8)	—6	—8	43—45	44—46	46—58	52	48	52
Dryas octopetala	— (5—6)	— (5—6)	—4	—6	43	44—45	46	50	46	51
Альпийские виды										
Carex firma	—6	— (6—7)	—6	—7	45	46	47	52—54	48—49	52—54
Primula minima	—3.5	— (3—4)	—3	—4	40	41	42	47—48	43	48
Senecio incanus	—4	— (4—5)	—4	—5	40	41	42	46	43	46
Soldanella pusilla	— (4—6)	— (4—6)	—4	—6	40	41	42	46	44	48
Субнивальные и нивальные виды										
Saxifraga oppositifolia	—5	— (4—6)	— (4—5)	—8	39	40	42	46	44	47
Geum reptans	—3	—3	—4	—6	38				43	48
Oxyria digyna	—6	—6	—6	—8	38—39				45	48
Ranunculus glacialis	— (6—7)	— (6—7)	— (6—7)	—8	38—39	40	42	46	45	48

Примечание. Продолжительность охлаждения 10 ч, нагрева — 30 мин. Все температурные данные — в °С. В зависимости от возраста и расположения листьев возможны различия ±1° С (по: Larcher и Wagner, 1976). Данные для *Dryas octopetala* — по определениям J. Wagner.

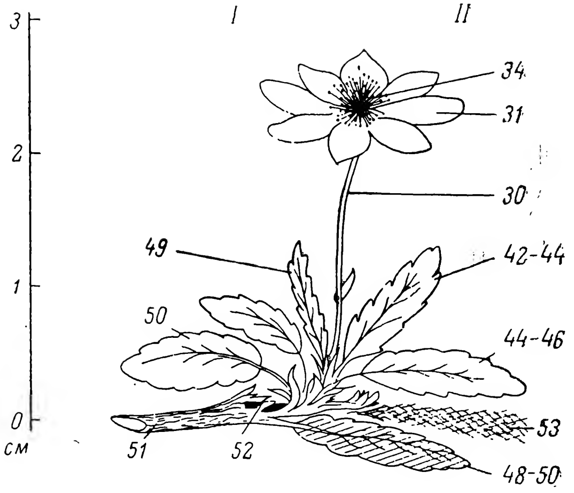


Рис. 3. Жаростойкость (*I*) и максимальная температура органов (*II*) *Dryas octopetala* летом (в 12 ч 1 VII 1976) при сильной солнечной радиации и безветренной погоде в условиях скального местообитания на 2300 м над ур. м.

Температура воздуха на 1 м от почвы 21° С, на 10 см — 26. Жаростойкость: температура (°С), которая вызывает 50%-е повреждение после получасового воздействия (по измерениям T. Wagner и W. Larcher).

своих цветков на протяжении одного вегетационного периода (Zachhuber, 1975). У всех горных растений время образования цветков особенно сильно зависит от характера погоды.

е. Достаточный резерв устойчивости в период вегетации и быстрое повышение морозоустойчивости зимой. Летом листья цветковых растений высокогорий выносят мороз по крайней мере до —5° С (табл. 1). Кроме того, побеги разных видов летом сохраняют устойчивость к замораживанию при —10 и —20°, поэтому после повреждения листвы морозом возможна регенерация растений из более устойчивых органов (рис. 2). Зимой растения малоснежных местообитаний, такие как *Saxifraga oppositifolia*, *Minuartia sedoides* и *Silene acaulis*, приобретают абсолютную морозостойкость (иногда до —196° С), в то время как хионофильные виды (*Soldanella alpina*) погибают от морозов между —20 и —30° (Kainmüller, 1975).

ж. Отсутствие повреждений в результате перегрева у растений субнивального и нивального поясов. Воздействие перегрева возможно у скальных растений в альпийском поясе в нагреваемых солнечными лучами местообитаниях летом при засухе.

На высоте 2300 м над ур. м. измеряли летом температуру листьев *Dryas octopetala* (рис. 3) и *Carex firma*. Максимальная температура доходила до 45° С, у листьев *Sempervivum montanum* она достигала даже 54° (Лархер, 1978). Устойчивость высокогорных растений против перегрева настолько высока, что непосредственное повреждение от перегрева у высокогорных растений Центральных Альп вряд ли происходит, хотя иногда возможно наступление длительного нарушения фотосинтеза (Larcher, Wagner, 1976).

Продуктивность и устойчивость альпийских кустарничков

Цель исследования: оценка продукции веществ, использования энергии, режима радиации, теплового режима, углеродного обмена, обмена минеральных веществ и водного режима, анализ воздействия сообществ на микроклимат и процессы обмена (перенос энергии, обмен CO_2, транспирация) растений в сообществе, экофизиологический анализ углеродного обмена, водного обмена и устойчивости к климату основных ценозообразователей сообществ вересковых кустарничков.

В этом исследовании на первом плане стояли три вопроса: получение данных по экологии продуктивности для глобального сравнения с растительностью других горных областей, с северными тундрами и атлантическими верещатниками и, кроме того, для создания основы для последующих микробиологических и зоологических исследований. Затем следовало попытаться каузально объяснить ход продуктивности на основе экофизи-

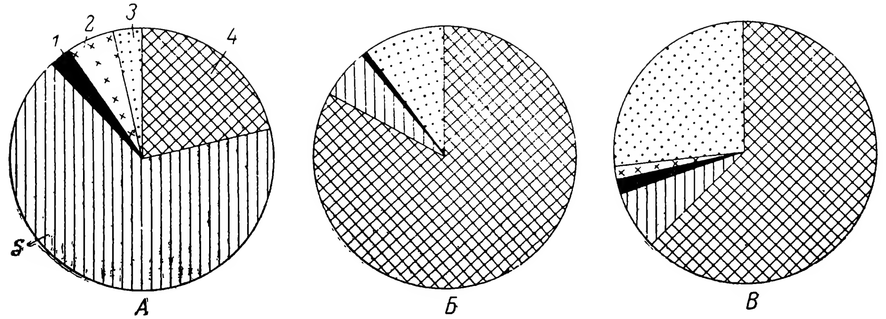


Рис. 4. Спектры группировок кустарничковых пустошей на Патшеркофеле.

Секторы представляют собой выраженный в процентах сухой вес надземной массы (по: Larcher, 1977c). А — пустошь с *Vaccinium*, Б — пустошь с *Loiseleuria*, В — Loiseleurio—Cetrarietum; 1 — травы, 2 — мхи, 3 — лишайники, 4 — вечнозеленые кустарнички, 5 — летнезеленые кустарнички.

ческих и экофизиологических исследований. Наконец, исследования по устойчивости должны были дать основу для оценки отношения кустарничков к климату и для объяснения их повреждений, происходящих зимой. Проект изучения кустарничковых сообществ был намечен с большой широтой и с такой интенсивностью обработки, чтобы получить разнообразные данные наблюдений и измерений, которые необходимы для построения функциональной модели экосистемы и для решения вопроса планирования территории и охраны ландшафта. Альпийский пояс в Альпах является на сегодня сильно антропогенно нарушенной и легко разрушаемой зоной ландшафта. Вследствие использования для зимнего спорта, а в перспективе — и для летнего отдыха в горах эта зона в будущем будет подвергаться еще большим нагрузкам.

Место работы: Патшеркофель у Инсбрука, 2246 м над ур. м., Тирольские Центральные Альпы (Larcher et al., 1973; Larcher, 1977b, c).

Исследованные растительные сообщества: субальпийская пустошь с преобладанием *Vaccinium* и пустошь с плотно покрывающей почву *Loiseleuria*, чуть выше границы леса на высоте 2000 м над ур. м. и богатая лишайниками с несомкнутым растительным покровом Loiseleurio—Cetrarietum на верхней границе кустарничкового пояса на высоте около 2200 м над ур. м. (рис. 4).

Основные исследованные растения: *Loiseleuria procumbens*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *V. myrtillus*.

Программа исследований: продолжительная регистрация макро-, микро- и биоклимата, особенно элементов для вычисления радиационного баланса и теплового режима, описания и анализы почвы. Флористические описания растительности, изучение морфологической структуры, запаса фитомассы, количества опада, учет чистой первичной продуктивности, экохимические анализы (калорийность растительной массы, хлорофилл, углеводы, белок, жиры, содержание золы и ее состав), обмен минеральных веществ, минерализация азотистых веществ. Фотосинтез и дыхание кустарничков, поведение устьиц, транспирация и водный обмен кустарничков и отдельных участков сообществ, устойчивость к климату.

Важнейшие результаты.

а. Запас биомассы и надземная продуктивность растительных сообществ в субальпийском поясе в нижней части кустарничковой пустоши на Патшеркофеле примерно соответствуют этим показателям в бореальной кустарничковой тундре и в атлантических верещатниках. Несомкнутые сообщества Loiseleurio—Cetrarietum на верхней границе пояса кустарничков можно сравнить по экологической продуктивности с сообществами кустарничков арктической тундры (Schmidt, 1977). От половины до $^2/_3$

ТАБЛИЦА 2

Фитомасса, подстилка и надземная продукция сухого вещества (в г сух. вещ. на 1 м^2) изученных кустарничковых сообществ на Патшеркофеле (по определениям L. Schmidt)

№ п/п	Запас	Пустошь с *Vaccinium*			Пустошь с *Loiseleuria*	Loiseleurio—Cetrarietum
		средне-годовая	полная облиственность	после опадания листьев	1970—1972	**ноябрь 1971 и 1972 гг.**
		1970—1971				
1	Надземная биомасса					
	Криптогамы	923	983	852	1105	748
	Фанерогамы	77	70	95	113	212
	ассимилирующие части	426	502	361	670	
	незеленые части	420	411	396	322	
2	Ветошь	246	263	223	123	72
3	Надземная фитомасса (1+2)	1169	1246	1075	1228	820
4	Подземная биомасса	2425	2443	2393	2200	803
5	Мертвые подземные части	1565	1549	1568	608	56
6	Подземная фитомасса (4+5)	3980	3992	3961	2808	859
7	Общая биомасса (1+4)	3348	3426	3245	3305	1551
8	Общая фитомасса (3+6)	5149	5238	5036	4036	1679
9	Подстилка	854	819	902	1080	931
10	Подстилка с надземными мертвыми частями (2+9)	1100	1082	1126	1197	1003
11	Общий запас растительного сухого вещества (8+9)	6003	6057	5939	5116	2610
12	Биомасса надземная (3) : биомасса подземная (4)	1 : 2.6	1 : 2.5	1 : 2.8	1 : 2.0	1 : 1.1
13	Доля ассимилирующих частей в надземной биомассе фанерогамов	59%	55%	48%	68%	—
14	Доля ассимилирующих частей в общей биомассе фанерогамов	13%	15%	11%	21%	—
15	Биомасса (7): фитомасса (8)	1 : 1.5	—	—	1 : 1.2	1 : 1.1

фитомассы находится под поверхностью почвы, количество опада и особенно масса ветоши поразительно большие (табл. 2, 3, рис. 5). За три года наблюдений не было обнаружено существенного увеличения или уменьшения надземного запаса биомассы. Альпийские кустарничковые сообщества, следовательно, продуктивно стабильны. Большому увеличению биомассы препятствуют стравливание (дикие копытные, белые куропатки, грызуны, насекомые) и регулярные потери при зимних повреждениях (замерзание, высыхание, откусывание частей растений, выступающих над снежным покровом). Становится очевидным, что подвергающиеся сильным стрессам экосистемы нельзя биологически понять, если принимать во внимание только такие общепринятые экологические функции, как продукция веществ, потоки энергии, обмен веществ и их взаимовлияние. В горных экосистемах следует также обращать внимание на экопатологические аспекты.

б. В сомкнутых кустарничковых сообществах создается фитоклимат, который зависит от их геометрической структуры (высоты и густоты сообществ, пространственного распределения листьев и побегов) (рис. 6; Cernusca, 1976). Так, скорость ветра в густых распростертых по земле подушках *Loiseleuria* значительно меньше, чем в сообществах прямостоящих кустарничков (пустоши с *Vaccinium* и *Calluna*); здесь аэродинамические процессы сильно заторможены. Фитоклимат внутри кустарничков более теплый и влажный, чем климат наружного воздуха. Особенно благоприятными в этом отношении являются густые, прилегающие к почве сообщества с *Loiseleuria*.

ТАБЛИЦА 3

Структура надземной продукции изученных кустарничковых сообществ

Продукция вещества	Пустошь с *Vaccinium*			Пустошь с *Loiseleuria*				Loiseleurio—Cetrarietum
	1970	1971	среднее	1970	1971	1972	среднее	1972
Надземная нетто-продукция (г сух. вещ.$\times$ $\times$м$^{-2}$$\cdot$год$^{-1}$)	470.3	498.8	484.6	386.7	269.6	294.1	316.8	107.6
Продолжительность продукционного периода (дни)	115	144	130	126	151	145	141	145
Размеры продукции (только надземной) (г сух. вещ.$\cdot$м$^{-2}$$\cdot$день$^{-1}$)	4.1	3.5	3.8	3.1	1.8	2.0	2.3	0.8
Надземный прирост новых побегов (г$\cdot$м$^{-2}$$\times$ $\times$день$^{-1}$)								
максимальный	13.3	9.7	11.5	5.2	3.8	—	4.5	—
средний за вегетационный период	5.5	4.5	5.0	3.3	1.8	—	2.6	—
Относительный прирост (г$\cdot$г биомассы$^{-1}$$\times$ $\times$день$^{-1}$)								
максимальный	—	0.011	—	0.005	0.004	—	0.0045	—
средний	—	0.005	—	0.004	0.002	—	0.003	—
Нетто-ассимиляция надземных побегов (г$\cdot$дм$^{-2}$ листьев$\cdot$день$^{-1}$)								
максимальная	—	0.009	—	0.017	0.011	—	0.014	—
средняя	—	0.004	—	0.011	0.005	—	0.008	—

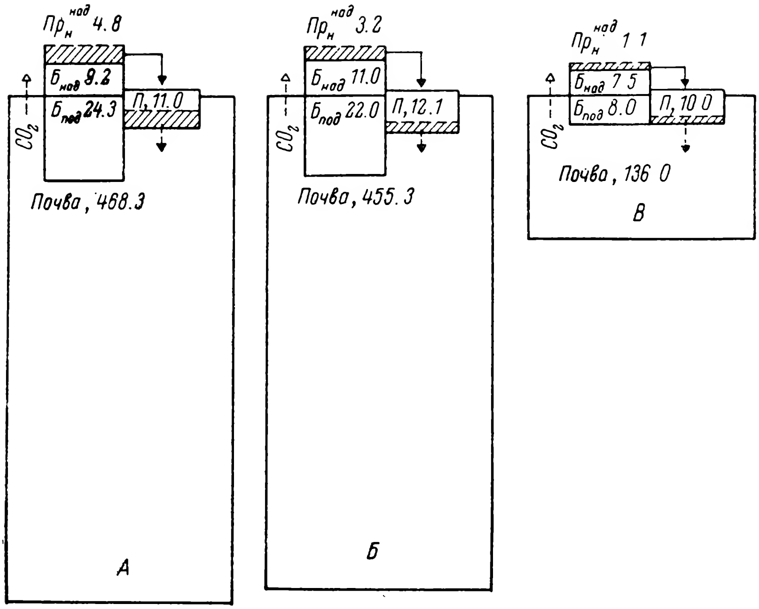


Рис. 5. Запас и круговорот сухого органического вещества в растительном сообществе пустоши с *Vaccinium* у границы леса (*А*), в сомкнутой субальпийской пустоши с *Loiseleuria* на 2000 м над ур. м. (*Б*) и в несомкнутой альпийской Loiseleurio—Cetrarietum на 2200 м над ур. м. (*В*) на верхнем пределе кустарничковых пустошей в Центральных Альпах.

Запас органического сухого вещества надземной растительной биомассы $Б_{над}$, подземной (*П*) растительной (и массы $Б_{под}$, мертвой массы (подстилка и ветошь, последняя заштрихована) в почве т·га$^{-1}$); годовая первичная нетто-продукция надземных частей ($Пр_н^{над}$) относится не к вегетационному периоду, а пересчитана на весь год (по данным L. Schmidt, по: Larcher, 1977c).

в. Фотосинтез и активность дыхания альпийских кустарничков хорошо приспособлены к фитоклимату местообитания: используется высокая интенсивность солнечной радиации; нетто-фотосинтез имеет очень широкий температурный оптимум и между 10 и 30° С почти не реагирует на кратковременные колебания температуры, нижний предел нетто-фотосинтеза находится при поразительно низкой температуре, так что слабые ночные заморозки не представляют серьезной опасности для поглощения CO_2; температурный максимум фотосинтеза расположен между 40 и 44° С, а температура местообитания повышается очень редко и кратковременно. Недостаток воды поразительно мало влияет на способность кустарничков к поглощению CO_2 (табл. 4, 5).

г. Все вересковые кустарнички запасают в большом количестве жиры и крахмал. С этим связано удивительно высокое содержание энергии в их растительном материале (20—25 кДж·г$^{-1}$ сухого вещества=5—6 ккал·г$^{-1}$ сух. вещ., табл. 6). При учете нетто-продуктивности кустарничковых сообществ на Патшеркофеле и поступающей ФАР к. п. д. нетто-первичной продуктивности колеблется от 0.3% (Loiseleurio—Cetrarietum) до 0.9% (пустошь с *Vaccinium*) для вегетационного периода, а при расчете на весь год (включая зимний период) к. п. д. снижается до 0.1—0.4% (Schmidt, 1974).

д. По среднему содержанию золы в сухом веществе от 1.5 до 3.5% кустарничковая пустошь на Патшеркофеле является растительным сообществом с резко выраженным низким содержанием золы. Содержание азота и калия в растительном материале здесь высокое. Альпийская кустарничковая пустошь относится к такому же бедному по содержанию золы N, Ca/K-типу минерального обмена, как и субарктическая и арктическая тундры. Реминерализация протекает очень медленно, общий оборот минеральных веществ незначительный.

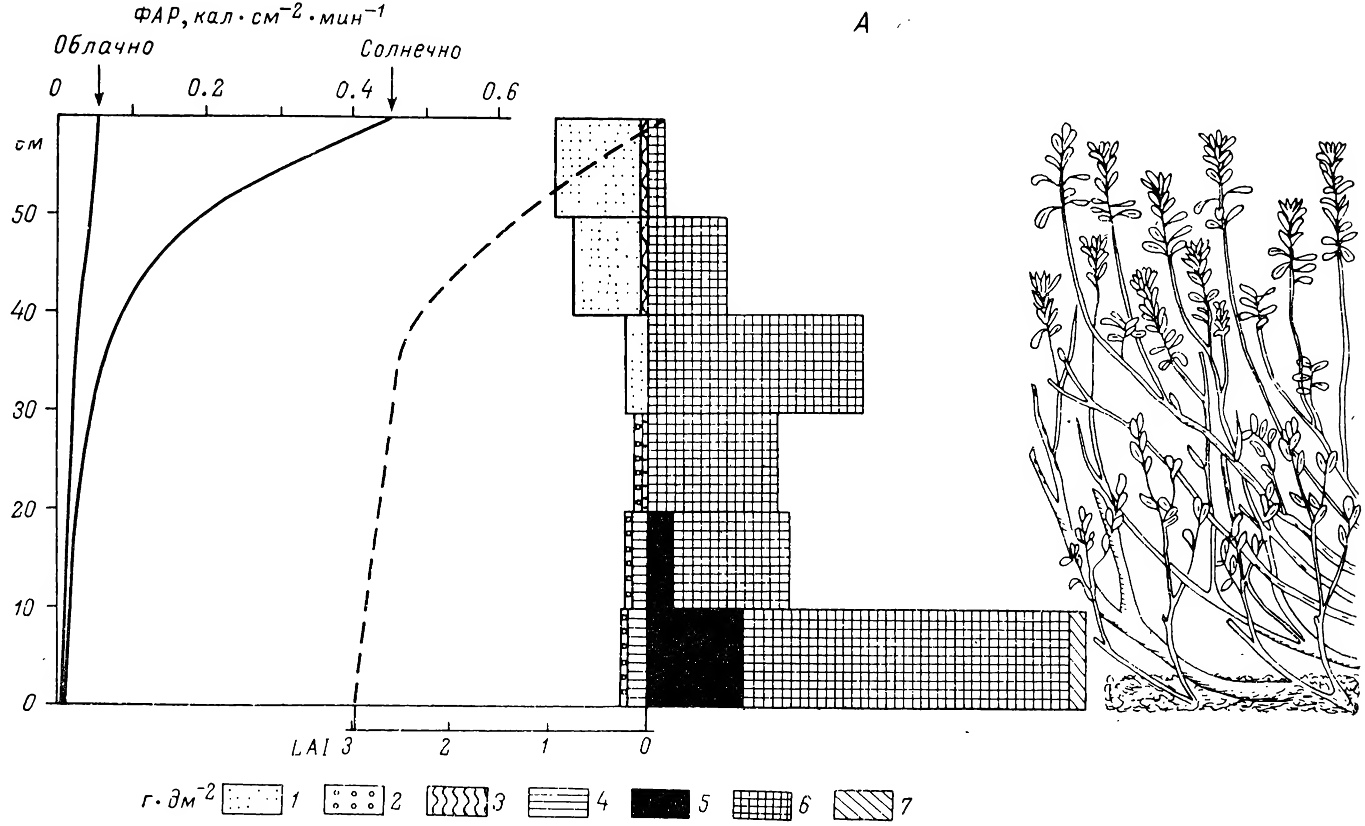


Рис. 6. Стратификация биомассы (*слева* — ассимилирующие части, *справа* — неассимилирующие и мертвые части), индекс листовой поверхности (LAI) и ослабление ФАР в солнечные и облачные дни в кустарничке *Rhododendron ferrugineum* и *Vaccinium* (*А*), в пустоши с *Vaccinium myrtillus*+*V. uliginosum* (*Б*) и в сомкнутом сообществе Loiseleuria procumbens (*В*) (по: Cernusca, 1976).

А, Зеленые листья: *1* — *Rhododendron*, *2* — *Vaccinium*; стебли зеленые: *3* — *Rhododendron*, *4* — *Vaccinium*, *5* — мертвый растительный материал; стебли одревесневщие: *6* — *Rhododendron*, *7* — *Vaccinium*.

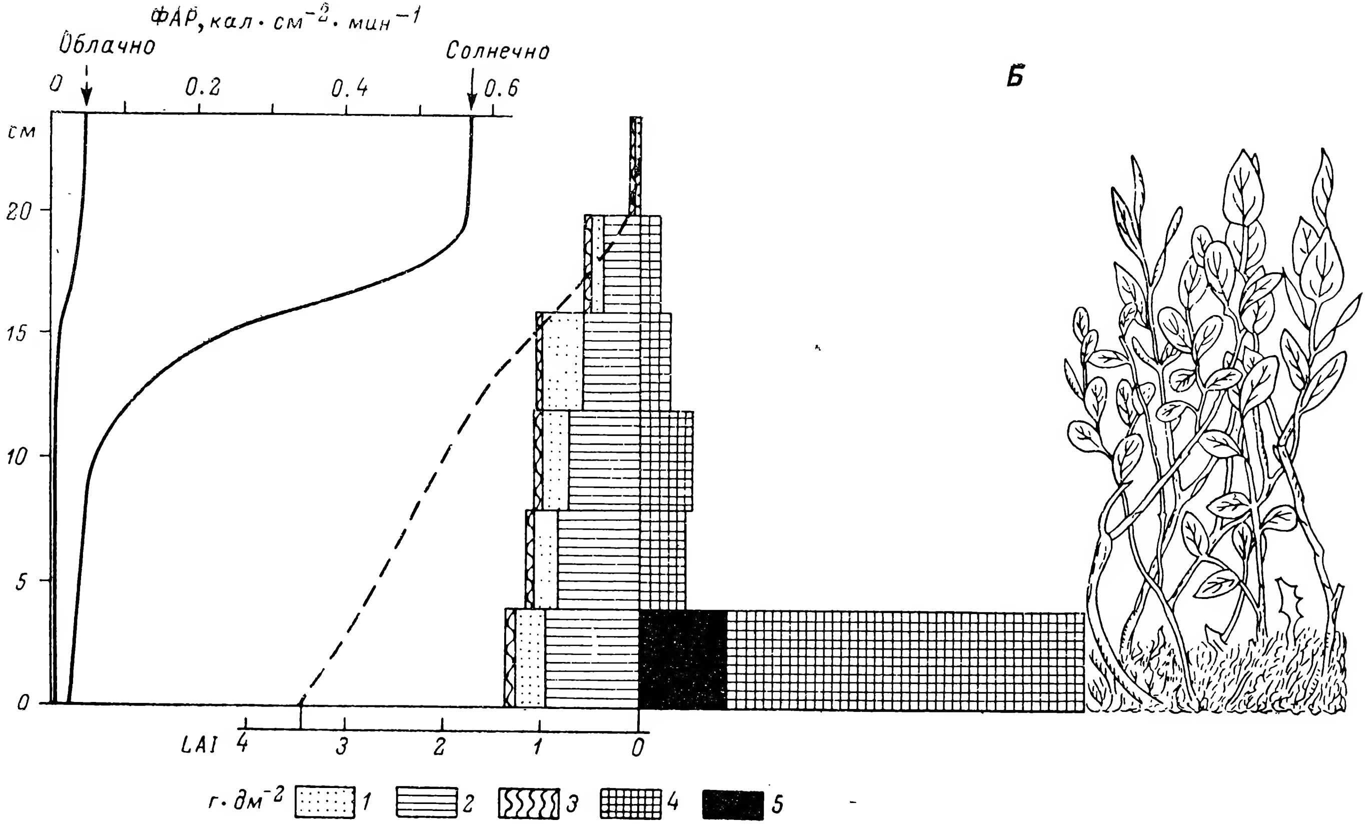


Рис. 6 (*продолжение*).

Б: *1* — зеленые листья, *2* — зеленые стебли, *3* — травы, *4* — стебли одревесневшие, *5* — мертвый растительный материал.

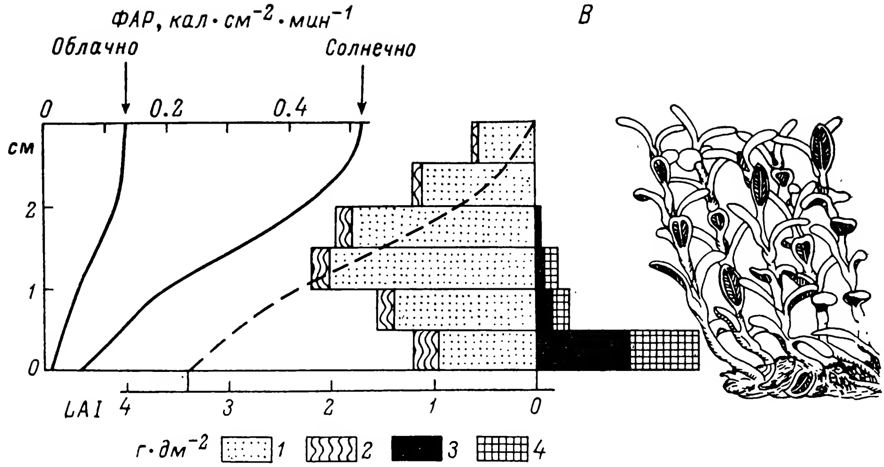


Рис. 6 *(продолжение).*

В: *1* — зеленые листья, *2* — лишайники, *3* — мертвые листья, *4* — стебли.

В связи с тем что ветер уносит отмершие части растений и опад, приходится считаться с потерей минеральных веществ и с некоторым нарушением круговорота питательных веществ. С другой стороны, минеральные вещества поступают с пылью, образующейся в результате выветривания, и с атмосферными осадками. Недостаток питательных веществ для кустарничковых пустошей является решающим фактором, ограничивающим их продуктивность.

е. Кустарнички на Патшеркофеле во время вегетационного периода едва ли страдают от недостатка воды. У *Loiseleuria* и *Calluna* устьица остаются закрытыми только в пределах от 15 до 18 бар сосущей силы ксилемы. Даже при достаточном снабжении водой может происходить временное сужение устьиц, а порою и полное их закрывание из-за недостатка света, влияния холода, последействия мороза и при сухом воздухе (при 40—50% относительной влажности воздуха). *Loiseleuria* особенно чувствительна к сухому воздуху, *Calluna* — менее, *Carex curvula* почти не чувствительна. *Loiseleuria* благодаря шпалерному росту и густому расположению побегов так хорошо защищена от ветра и сухого воздуха, что в сообществе высокая специфическая чувствительность ее устьичного аппарата не проявляется, поэтому растения *Loiseleuria* проявляют едва заметную

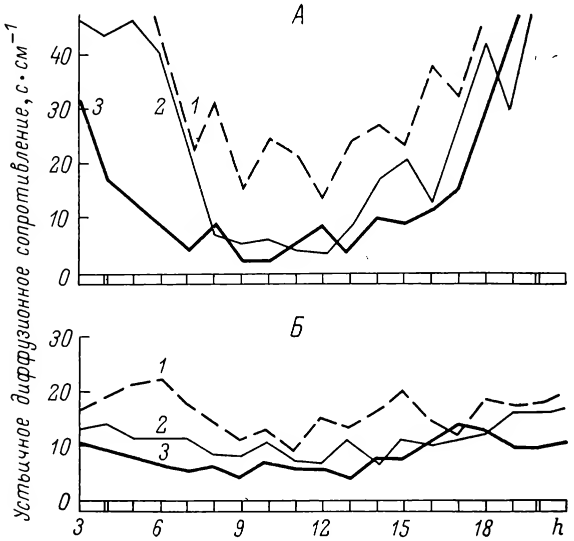


Рис. 7. Дневной ход устьичного сопротивления диффузии для водного пара в ассимилирующих побегах *Calluna vulgaris* (*А*) и *Loiseleuria procumbens* (*Б*) на высоте 2200 м над ур. м. в безоблачный и безветренный августовский день, безветренний осенний день после холодной ночи и в осенний день в бурю со скоростью ветра 20 м/с (по: Körner, 1975).

1 — буря, *2* — осень (ясно), *3* —лето.

ТАБЛИЦА 4

Фотосинтетическая способность и характеристики факторов внешней среды, влияющих на нетто-фотосинтез кустарничков альпийского и субальпийского поясов в летний период (по данным G. Grabherr и E. Maurer)

Вид	Фотосинтетическая способность [1]	Световые характеристики нетто-фотосинтеза [2]			Температурные характеристики, °C нетто-фотосинтеза [3]			Водный дефицит, %, вызывающий подавление фотосинтеза [4]		
		компенсационный пункт	половинное значение	насыщение	нижний предел	оптимальная температура	верхний предел	начальное	половинное	полное
Vaccinium myrtillus	15.6 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$	0.8	4.5	30 клк	—4.5	(13) —20 — (27)	42	16—19	24—29	38—42 ВД
	6.2 мг·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$	3.2	18	120 Вт·м$^{-1}$						
	2.5 мг·мг хл.$^{-1}$·ч$^{-1}$	14	80	530 мкЕ·м$^{-2}$·с$^{-1}$						
Vaccinium uliginosum	16.8 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$	1.2	7.4	30 клк	—4.5	(11) —20 — (30)	40	23—26	41—42	54—58 ВД
	9.6 мг·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$	4.8	30	120 Вт·м$^{-2}$						
	2.7 мг·мг хл.$^{-1}$·ч$^{-1}$	21	131	530 мкЕ·м$^{-2}$·с$^{-1}$						
Calluna vulgaris	9.3 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$	0.9	7.8	30 клк	—5.5	(14) —22 — (30)	44	16—19	26—28	35—36 ВД
	7.5 мг·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$	3.6	32	120 Вт·м$^{-2}$						
	2.1 мг·мг хл.$^{-1}$·ч$^{-1}$	16	138	530 мкЕ·м$^{-2}$·с$^{-1}$						
Loiseleuria procumbens, 2000 м над ур. м.	3.9 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$	0.9	9	30 клк	—6	(14) —21 — (29)	43	8—14	18	22—34 ВД
	9.5 мг·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$	3.5	32	120 Вт·м$^{-2}$						
	3.6 мг·мг хл.$^{-1}$·ч$^{-1}$	16	142	530 мкЕ·м$^{-2}$·с$^{-1}$						
Loiseleuria procumbens, 2200 м над ур. м.	2.5 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$	1.2	7	50 клк	—	(11) — 19 — (28)	42	—	—	—
	5.3 мг·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$	4.8	28	200 Вт·м$^{-2}$						
	3.8 мг·мг хл.$^{-1}$·ч$^{-1}$	21	124	885 мкЕ·м$^{-2}$·с$^{-1}$						

---

[1] Усредненные максимальные величины поглощения CO_2 при насыщающей освещенности, оптимальной температуре и хорошей обеспеченности водой (пересчеты на сухой вес, площадь одной стороны листа и содержание хлорофилла (а + б)).

[2] Измерения при 15—17° С. Половинное значение: освещенность для 50% максимального нетто-фотосинтеза; насыщение $\geqslant$ 90% максимальной интенсивности.

[3] Измерения при 20—30 клк (в скобках крайние величины для 90% максимальной интенсивности).

[4] Опыты с высушиванием срезанных побегов. Водный дефицит (ВД) — в процентах полного насыщения водой. Половинное ограничение: водный дефицит, подавляющий поглощения CO_2 на половину исходной величины при оптимальной обеспеченности водой.

ТАБЛИЦА 5

Дыхание ценозообразователей кустарничковых пустошей на Патшеркофеле (по G. Grabherr, F. Huber и A. Tschager)

Растения и их части	Интенсивность дыхания при 20° C						Температурный коэффициент Q_{10} (10—20°)			Дыхательный коэффициент (CO_2/O_2)		
	в фазе активного роста		в разгар лета		зимой		в фазе активного роста	в разгар лета	зимой	в фазе активного роста	в разгар лета	зимой
	1	2	1	2	1	2						
Vaccinium myrtillus листья	7.06	—	2.34	—	—	—	2.2	2.8	—	—	—	—
надземные побеги	1.32	—	1.16	—	1.55	—	2.3	2.5	2.3	—	—	—
подземные побеги	0.24	—	0.20	—	0.35	—	2.3	2.2	1.9	—	—	—
Vaccinium uliginosum листья	16.55	—	2.87	—	—	—	2.2	2.1	—	—	—	—
надземные побеги	0.76	—	0.73	—	0.78	—	1.8	2.4	2.2	—	—	—
подземные побеги	0.23	—	0.26	—	0.52	—	2.1	2.0	2.2	—	—	—
Calluna vulgaris												
ассимилирующие побеги	1.78	—	1.40	—	0.85	—	2.4	1.9	2.4	—	—	—
надземные побеги без листьев	0.72	—	0.65	—	0.30	—	2.2	2.3	2.2	—	—	—
подземные побеги	0.25	—	0.24	—	0.16	—	2.2	2.1	1.9	—	—	—
Loiseleuria procumbens *												
свежий прирост	2.73	27.6	1.42	20.0	—	—	2.3	2.5	—	1.02	1.01	—
старые листья	0.47	13.1	0.46	10.7	0.42	7.9	2.8	2.9	2.5	0.93	0.87	0.95
надземные побеги	0.31	11.5	0.35	11.6	0.32	9.1	2.1	2.3	2.1	0.80	0.90	0.96
подземные побеги	0.23	7.7	0.22	9.6	0.24	8.0	2.0	1.9	1.8	0.82	0.82	0.87
цветки	2.95	30.7	—	—	—	—	2.4	—	—	1.03	—	—
плоды	—	—	0.67	8.6	—	—	—	2.6	—	—	0.82	—
Pleurozium schreberi	1.97	—	0.82	—	1.24	—	2.1	2.2	2.1	—	—	—
Лишайники	0.69	—	0.52	—	0.58	—	1.9	2.1	2.2	—	—	—

Примечание. 1 — мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сух. вещ. $\cdot ч^{-1}$; 2 — мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сыр. белка $\cdot ч^{-1}$; определение содержания белка по E. Nötzel, A. Tschager.
* Все данные действительны для растений пустоши с *Loiseleuria* (2000 м над ур. м.); *Loiseleuria* на высоте 2200 м над ур. м. дышит примерно в 1.2 раза сильнее.

ТАБЛИЦА 6

Содержание энергии в растительном материале из кустарничковой пустоши Патшеркофеля

Растения и их части	Среднегодовые показатели, кДж · $г^{-1}$ сух. вещ. (по: Schmidt, 1974)
Криптогамы	
Cladonia	17.91
Cetraria	17.98
Alectoria ochroleuca	18.56
Thamnolia vermicularis	19.12
Pleurozium schreberi	18.68
Фанерогамы	
Травы	
Melampyrum sylvaticum	19.05
Deschampsia flexuosa	19.54
Antennaria dioica	19.58
Primula minima	20.41
Кустарнички	
Vaccinium myrtillus	
Листья и зеленые побеги	21.22
Надземные опробковевшие побеги	21.07
Vaccinium uliginosum	
Листья и зеленые побеги	21.86
Надземные опробковевшие побеги	21.76
Calluna vulgaris	
Зеленые побеги	22.32
Надземные опробковевшие побеги	22.16
Пустошь с *Vaccinium*	
Подземные растительные части	21.13
Подстилка	21.54
Молодой прирост	23.23
Многолетние листья и зеленые побеги	23.69
Надземные опробковевшие побеги	24.64
Цветки	21.29
Плоды	22.93
Пустошь с *Loiseleuria*	
Подземные растительные части	22.43
Подстилка	23.31

дневную изменчивость устьичной проводимости. Наоборот, растения *Calluna*, имеющие прямостоячие побеги, сильнее подвержены воздействию ветра и уже в утренние часы при хорошей погоде резко сокращают устьичную проводимость (рис. 7; Körner, 1975). Зимой у всех кустарничков отдача воды снижается до уровня кутикулярной транспирации.

Сопротивление транспирации у *Loiseleuria* и *Calluna* независимо от погодных условий с начала ноября до конца марта очень высокое, устьица в это время закрыты, что следует объяснить не только условиями внешней среды, но и гормональными причинами.

Несмотря на резкое ограничение потери воды, все же встречаются кустарнички с высоким зимним водным дефицитом, опасным для растений. Зимние повреждения в кустарничковых пустошах местами могут быть вызваны высыханием вследствие мороза (Larcher, 1957, 1963, 1972).

В многочисленных повреждениях, обнаруживающихся в кустарничковых пустошах после каждой зимы, определенную роль, по всей вероятности, играет и вымерзание.

По данным определения холодостойкости у таких широкораспространенных в умеренной зоне растений, как *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi* и *Vaccinium myrtillus*, оказывается, что они довольно слабоморозостойкие и могут повреждаться в суровые зимы, а особенно поздней

ТАБЛИЦА 7

Морозостойкость вересковых кустарничков
и минимальная температура на Патшеркофеле

Объекты исследования и температурный режим	Фаза повышения устойчивости (октябрь)	Максимальная устойчивость (середина зимы)	Падение устойчивости (март—апрель)	Низкий уровень устойчивости (лето)
Vaccinium myrtillus				
листья	—	—	—	— (4—5)
кончики побега текущего года	— (15—30)	— (20—35)	— (15—25)	— (5—8)
многолетние оси побегов	— (20—30)	— (25—35)	— (15—30)	— (6—12)
подземные побеги	— (5—15)	— (10—30)	— (5—15)	~5
Vaccinium uliginosum				
листья	—	—	—	— (4—8)
кончики побега текущего года	— (20—30)	— (30—40)	— (15—30)	— (5—8)
многолетние оси побегов	— (30—40)	— (40—60)	— (20—40)	— (8—12)
подземные побеги	— (5—15)	— (15—35)	— (10—20)	~5
Calluna vulgaris				
ассимилирующие побеги	— (12—25)	— (25—35)	— (15—30)	— (5—9)
многолетние оси побегов	— (20—30)	— (25—30)	— (15—30)	— (5—9)
подземные побеги	— (10—15)	— (10—25)	— (5—15)	~5
Loiseleuria procumbens				
листья	— (20—30)	— (35—50)	— (20—40)	— (5—8)
многолетние оси побегов	— (20—45)	— (40—60)	— (15—40)	— (7—12)
подземные побеги	— (10—15)	— (10—25)	— (8—15)	~5
Температура воздуха				
абсолютный минимум 1951—1960 гг.	—9.8	—28.8	— (18.7—14.4)	Июнь, —6.6
абсолютный минимум 1970—1975 гг.	—12.7	—26.3	— (26.3—16.0)	Июнь, —6.3
средний абсолютный минимум	—10	—20	—15	—4
Минимальная температура почвы свободного от снега участка				
на глубине 5 см		—8		
на глубине 30 см		—5		
Минимальная температура почвы под снегом 50 см высоты				
на глубине 5 см		От —5 до —2		
на глубине 30 см		От —3 до —2		

Примечание. Морозостойкость: температура (°C), при которой 50% исследованных проб замерзают; показаны амплитуды от минимальной (у растений с самым низким уровнем закаливания) до потенциальной морозостойкости (у растений с максимальным закаливанием) (по данным G. Mayer и по: Ulmer, 1937; Pisek, Schiessl, 1947; Pisek et al., 1967).

осенью и при повторных холодах весной. Напротив, такие арктоальпийские виды, как *Loiseleuria procumbens* и *Vaccinium uliginosum*, вполне морозоустойчивы (табл. 7).

Оценка экологических исследований

Любая, выполняемая в течение ряда лет экологическая программа, особенно всякое исследование экосистемы, которое своим тематическим многообразием и долгосрочностью наблюдений доставляет многочисленные результаты, может достигнуть намеченных целей только в том случае, если обеспечено наиболее точное, исчерпывающее использование этих данных. При применении регистрирующих приборов это возможно только при употреблении электронной вычислительной техники. Уже при планировании работы следует принимать во внимание объем и способ использования результатов. Величины, полученные при длительной регистрации климата или измерения обмена CO_2, должны быть представлены сразу в такой форме, чтобы их можно было бы непосредственно передать компьютеру и таким образом добиться быстрой и экономной обработки. По истечении каждого измерительного периода данные должны быть сейчас же обработаны, корреляции установлены и результаты обобщены в виде частичных моделей. Таким образом, эти результаты можно лучше проверить - дополнить целенаправленными дальнейшими исследованиями. Благодаря дополнительным измерениям данные частичной экологической модели можно распространить на другие местообитания, сообщества и ситуации (Cernusca, 1973).

С помощью такого подхода будут описаны функциональные взаимосвязи в их полной экологической амплитуде. Экологические модели можно также использовать для прогнозирования состояния и тенденций развития. При анализе высокогорных экосистем эта техника оценки имеет большие преимущества. Полученные в тяжелых условиях, и поэтому особенно ценные, данные измерений многократно взаимно контролируются, и дальнейшие исследования могут проводиться целеустремленно. Таким образом, они уже при относительно кратковременных сравнительных измерениях, при минимуме затрат на наблюдения дают достаточную информацию для обобщений и экологических прогнозов.

Автор приносит искреннюю благодарность Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси) за перевод статьи с немецкого языка. После перевода статья отредактирована Т. А. Работновым.

ЛИТЕРАТУРА

Лархер В. (1978). Экология растений. М., Мир. — Brzoska W. (1971). Energiegehalte verschiedener Organe von nivalen Sproßpflanzen im Laufe einer Vegetationsperiode. Photosynthetica, 5 : 183. — Brzoska W. (1973). Dry matter production and energy utilization of high mountain plants in the Austrian Alps. Oecol. Plant., 8 : 63. — Cernusca A. (1973). Einsatz mobiler Meßeinrichtungen in der Ökosystemanalyse. In: H. Ellenberg (Hrsg.): Ökosystemforschung. Berlin etc., Springer: 195. — Cernusca A. (1975). MaB-6-Projekt «Pilotprojekt Alpine Ökosysteme». Sitz. Öster. Akad. Wis., math.-naturwis. Kl., 1, 184 : 133. — Cernusca A. (1976). Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecol. Plant., 11, 71. — Cernusca A., Moser W. (1969). Die automatische Registrierung produktionsanalytischer Meßdaten bei Freilandversuchen auf Lochstreifen. Photosynthetica, 3 : 21. — Franz H. (1975). Das österreichische MaB-Hochgebirgsprogramm. Sitz. Öster. Akad. Wis., math.-naturwis. Kl., 1, 184 : 97. — Kainmüller Ch. (1974). Die Temperaturresistenz von Hochgebirgspflanzen. Dis. Innsbruck. — Kainmüller Ch. (1975). Temperaturresistenz von Hochgebirgspflanzen. Anzeiger math.-naturwis. Kl., Öster. Akad. Wis.: 67. — Körner Ch. (1975). Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. Verh. Ges. Ökologie, Wien : 23. — Larcher W. (1957). Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Veröff. Museum Ferdinandeum Innsbruck, 37 : 49. — Larcher W. (1963). Zur spätwinterlichen Erschwerung der Wasserbilanz von Holzpflanzen an der Waldgrenze. Ber. naturwis.-med. Ver. Innsbruck, 53 : 125. — Larcher W. (1968). Die Temperaturresistenz als Konstitutionsmerkmal der Pflanzen. D. A. L. Tagungsberichte, Nr. 100 : 7. — Larcher W. (1972). Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. Ber. Dtsch. bot. Ges., 85 : 315. — Larcher W. (1977a). Kältereasistenz. In: K. Kreeb: Methoden der Pflanzenökologie. Jena, VEB. Fischer. — Larcher W. (1977b). Produktivität und Überlebensstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge. Sitz. Öster. Akad. Wis., math.-naturwis. Kl., Abt., 1, 186 : 373. — Larcher W. (1977c). Ergebnisse des IBP-Projekts «Zwergstrauchheide Patscherkofel». Sitz. Ber. Öster. Akad. Wis., math.-naturwis. Kl., Abt. 1, 186 : 301. — Larcher W., Cernusca A., Schmidt L. (1973). Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. Ellenberg (Hrsg.): Ökosystemforschung. Berlin etc., Springer: 175. — Larcher W., Wagner J. (1976). Temperaturgrenzen der CO_2-Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand. Oecol. Plant., 11 : 361. — Moser W. (1965). Temperatur- und Lichtabhängigkeit der Photosynthese sowie Frost- und Hitzeresistenz der Blätter von drei Hochgebirgspflanzen (*Ranunculus glacialis*, *Geum* oder *Sieversia reptans*, *Oxyria digyna*). Dis. Innsbruck. — Moser W. (1967). Einblicke in das Leben von Nivalpflanzen. Jb. Ver. Schutz d. Alpenpflanzen und Tiere, 32 : 101. — Moser W. (1968). Neues von der botanischen Forschungsstation «Hoher Nebelkogel» (Tirol). Jb. Ver. Schutz d. Alpenpflanzen und Tiere, 33 : 1. — Moser W. (1971). Standortkundliche und ökologische Messungen in der Nivalstufe der Zentralalpen. Ann. Met., N. F., 5 : 269. — Moser W. (1973). Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station «Hoher Nebelkogel» (3184 m). In: H. Ellenberg (Hrsg.): Ökosystemforschung. Berlin etc., Springer : 203. — Pisek A., Larcher W., Unterholzner R. (1967). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. Flora, B157 : 239. — Pisek A., Schiessl R. (1974). Die Temperaturbeeinflußbarkeit der Frosthärte von Nadelhölzern und Zwergsträuchern an der alpinen Waldgrenze. Ber. naturwis.-med. Ver. Innsbruck, 47 : 33. — Schmidt L. (1974). Stoffproduktion und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchgesellschaften. Dis. Innsbruck.— Schmidt L. (1977). Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. Oecol. Plant., 12 : 81. — Smeets N. (1977). Mineralstoffgehalt und Mineralstoffhaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. Dis. Innsbruck. — Ulmer W. (1937). Über den Jahresgang der Frosthärte einiger immergrüner Arten der alpinen Stufe, sowie der Zirbe und der Fichte. Jb. Wiss. Bot., 84 : 553. — Zachhuber K. (1975). Blütenentwicklung, Vegetationsablauf, Speicherverhalten und Kaloriengehalt von *Primula-* and *Saxifraga*-Arten aus verschiedenen Höhenstufen. Dis. Innsbruck. — Zachhuber K., Larcher W. (1978). Energy contents of different alpine species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. Photosynthetica, 12, 4 : 436.

Институт ботаники
Университета Инсбрука,
Австрия.

Получено 17 III 1980.

SUMMARY

Papers on the ecology and physiology of plants from the highlands of Austria are reviewed. Some peculiarities of plants of nival and subnival belts, which ensure their survival under rigorous conditions, are described. Biological productivity, photosynthetic ability, water regime, stability, and mineral exchange in the Alpine shrubs are considered.

УДК 581.3 : 582.761.2

Т. Н. Наумова

К ЭМБРИОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *BUXACEAE*

T. N. NAUMOVA. ON THE EMBRYOLOGY OF THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *BUXACEAE*

Исследованные *Buxus sempervirens*, *B. colchica*, *B. balearica* и *Notobuxus acuminata* близки эмбриологически. Они имеют крассинуцеллятные кампилотропные семяпочки с двумя интегументами. Тетрада мегаспор Т-образная, зародышевый мешок моноспорический, Polygonum-типа. Зародыш и клеточный эндосперм половой природы. У рода *Buxus* широко распространена партенокарпия. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. Проведено сравнение развития репродуктивных структур родов *Buxus* и *Notobuxus*, для которых характерен амфимиксис, с облигатными апомиктами рода *Sarcococca*.

Данная работа завершает серию статей, посвященных изучению эмбриологии представителей сем. *Buxaceae*. В двух предыдущих публикациях изложены результаты изучения рода *Sarcococca*, который характеризуется полной утратой полового процесса и переходом к апомиктическому способу образования семян (Наумова, 1979, 1980). В настоящей работе дано эмбриологическое описание двух других родов этого семейства — *Buxus* и *Notobuxus*, для которых, как показали исследования, характерен амфимиксис. Наличие у родов одного семейства разных способов воспроизведения позволяет сравнить особенности развития их репродуктивных структур и выявить характерные черты апомиктов рода *Sarcococca*. Кроме того, полученные довольно подробные данные по трем родам послужили основой для общей эмбриологической характеристики сем. *Buxaceae*.

Представители сем. *Buxaceae* эмбриологически исследованы недостаточно. Основной работой, посвященной изучению этого семейства, является монография J. Wiger (1935), где имеются сведения по микроспоро- и микрогаметогенезу, мегаспоро- и мегагаметогенезу, развитию эндосперма и формированию семени у 9 представителей этого семейства, принадлежащих к родам *Buxus*, *Sarcococca* и *Pachysandra*. Wiger также исследовал *Simmondsia californica*, которая рассматриваться здесь не будет, так как в настоящее время выделена в самостоятельное семейство. Особенно ценными в работе Wiger являются данные по *Pachysandra procumbens* и *P. terminalis*, так как это единственные сведения по эмбриологии представителей этого рода.

При описании формирования пыльцевых зерен и пыльников Wiger отметил, что по строению стенка пыльника у представителей рода *Pachysandra* не отличается от других *Buxaceae*. Однако оболочки клеток тапетума у рода *Pachysandra* могут иметь неодинаковую степень утолщения; наиболее толстыми они выглядят со стороны, обращенной в полость пыльника. Нормальных пыльцевых зерен у рода *Pachysandra*, как и у рода *Sarcococca*, Wiger не обнаружил. Он показал, что в микроспорах на стадии материнских клеток происходит образование реституционных ядер. В зрелом состоянии пыльцевые зерна рода *Pachysandra* не имеют отчетливо выраженных вегетативного и генеративного ядер, хроматин в них представлен мелкими гранулами; размеры таких пыльцевых зерен неодинаковы. Других сведений о строении пыльцевых зерен в роде *Pachysandra* нет. В семяпочке *P. terminalis*, по мнению Wiger, дифференцируется одна археспориальная клетка. При делении этой клетки образуются кроющая и спорогенная клетки. Спорогенная клетка затем вступает в мейоз, а кроющая клетка неоднократно делится и формирует мощную париетальную ткань. Тетрада мегаспор у *P. procumbens* и *P. terminalis* линейная. Зародышевый мешок моноспорический, он может начать развиваться из халазальной или иной мегаспоры тетрады. Зародышевый мешок далее последовательно проходит 2—4—8-ядерные фазы развития. На ценоцитных стадиях возможны нарушения полярности в распределении ядер. Зрелый зародышевый мешок 7-клеточный 8-ядерный. Ядра антипод могут делиться. В материале, собранном в ботаническом саду Копенгагена, Wiger (1935) процесс двойного оплодотворения не наблюдал, однако он приводит картины начальных стадий развития клеточного эндосперма. Систематики также неоднократно отмечали отсутствие или малое число плодов у представителей этого рода. В семенах же *P. terminalis*, присланных из Японии, из мест естественного произрастания вида, Wiger (1935) обнаружил нормально развитые зародыш и эндосперм, но природа их осталась неизвестной. Кроме того, у *P. terminalis* было отмечено формирование рудиментарных семяпочек как из плаценты, так и из других частей завязи. Такие семяпочки имели аномальные интегументы, репродуктивные структуры в них не формировались.

Сведения, полученные Wiger (1935) по роду *Buxus*, будут приведены параллельно с нашими данными. Несмотря на большой объем проведенных исследований, некоторые положения Wiger (1935) вызвали дискуссию (Mauritzon, 1935; Wiger, 1936). Нам также кажутся не вполне обоснованными некоторые выводы автора, в частности касающиеся одноклеточного археспория в сем. *Buxaceae* и ядерного эндосперма у рода *Sarcococca*.

Из более ранних следует отметить исследования по мегагаметогенезу у *Buxus arborescens* (B. Jönsson, 1879—1880) и формированию эндосперма в родах *Buxus* и *Notobuxus* (G. Samuelsson, 1913). Литературные сведения по эмбриологии рода *Sarcococca* были приведены ранее (Наумова, 1979, 1980). Род *Styloceras* эмбриологически не изучался.

Материал и методика

В качестве объектов для эмбриологических исследований были взяты *Buxus colchica*, произрастающий на территории СССР, и два интродуцированных вида *B. sempervirens* и *B. balearica*, а также *Notobuxus acuminata*.

Материал для исследований *B. sempervirens* собирали в 1976—1978 гг. в Никитском и Батумском ботанических садах, в ботаническом саду АН УССР в г. Киеве и в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде; *B. colchica* — в Батумском ботаническом саду; *B. balearica* — в Никитском и Батумском ботанических садах. Материал по *N. acuminata* собирали с экземпляров, произрастающих в оранжереях БИН, женские цветки этого растения были искусственно опылены и далее были проведены темпоральные фиксации. Цветки *B. sempervirens*, произрастающего в оранжереях БИН, также искусственно опыляли, но это оказалось безрезультатным и семена не завязались.

В качестве фиксатора использовали смесь FAA (формалин—спирт—уксусная кислота). Обезвоживание материала и заключение его в парафин проводили по общепринятой методике. Парафиновые срезы имели толщину 13—15 мкм и были окрашены гематоксилином Гейденгайна с подкраской конго красным; генциан-виолетом с дифференциацией и подкраской оранжем *G* в гвоздичном масле, а также процилоновыми красителями. Рисунки изготовляли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследований

При изучении *Buxus sempervirens*, *B. colchica*, *Notobuxus acuminata* было обнаружено, что пыльники и пыльцевые зерна имеют у них однотипное строение. Стенка развивающегося пыльника состоит из эпидермы, 1—2-рядного эндотеция, одного или двух средних слоев и тапетума, клетки которого имеют по 1—2 ядра. Зрелые пыльники 2-гнездные, эндотеций их имеет фиброзные утолщения, тапетум секреторного типа. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные и имеют высокую фертильность. Цитоплазма вегетативной клетки заполнена питательными веществами. Генеративная клетка густоплазменная, ее ядро имеет отчетливо различимое ядрышко (рис. 1, *1—3*).

Семяпочки у исследованных видов крассинуцеллятные, окружены двумя хорошо развитыми интегументами, кампилотропные (рис. 3, *1—3*). При изучении мегаспорогенеза было установлено, что у рода *Buxus* и *N. acuminata* мейоз завершает чаще одна спорогенная клетка, при этом формируется Т-образная тетрада мегаспор, над которой имеется хорошо развитая париетальная ткань, насчитывающая 2—4 столбца, в каждом из которых по 10—12 клеток (рис. 1, *5*; 4, *1*, *2*, *4* — см. вклейку). У *B. sempervirens* наряду с париетальной тканью развивается также нуцеллярный колпачок, который формируется за счет антиклинальных и периклинальных делений эпидермальных клеток нуцеллуса (рис. 1, *5*; 4, *1*). В таком состоянии семяпочки *B. sempervirens* находятся в условиях г. Киева в конце апреля, незадолго до цветения. У *N. acuminata* сформированную тетраду мегаспор можно наблюдать за несколько дней до цветения, в начале мая.

Исследовать более ранние стадии развития нуцеллуса нам, к сожалению, не удалось. Однако было замечено, что париетальная ткань у рода *Buxus* и *N. acuminata*, как и у исследованных ранее представителей рода *Sarcococca* (Наумова, 1979), имеет несколько столбцов клеток (от 3 до 5), которые делятся только периклинально, четкая их ориентация сохраняется длительное время (рис. 1, *4*, *5*; 4, *4*). В этом случае по числу столбцов париетальных клеток можно судить о числе первичных париетальных, спорогенных и археспориальных клеток. Исходя из этого можно предположить, что у рода *Buxus* и у *N. acuminata*, подобно роду *Sarcococca*, на начальных стадиях развития, вероятнее всего, дифференцируется несколько археспориальных клеток. Проведенный анализ рисунков Wiger (1935) по мегаспорогенезу у *Buxus balearica*, *B. sempervirens*, *Pachysandra terminalis* и *P. procumbens* также не позволяет нам согласиться с мнением автора о наличии у этих родов одноклеточного археспория. Вероятно, и в этих случаях закладываются 2—5 клеток археспория.

Зародышевый мешок у рода *Buxus* и *N. acuminata* моноспорический. Начало ему дает халазальная мегаспора тетрады, три другие ее клетки дегенерируют (рис. 1, *5*; 4, *1*, *2*). Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу (рис. 1, *6—8*). У рода *Buxus*, однако, неоднократно наблюдали еще не полностью развитые, но уже дегенерирующие зародышевые мешки. Причиной этого были, видимо, нарушения полярности в распределении ядер на ценоцитных стадиях мегагаметогенеза, которые наблюдали как Wiger (1935), так и мы при изучении рода *Buxus*.

Зрелые зародышевые мешки у представителей рода *Buxus* и *N. acuminata* очень сходны по строению. Яйцевой аппарат у них состоит из трех клеток: двух синергид и яйцеклетки. Для синергид характерны грушевидная форма и обычная дифференциация: вакуоль в апикальной, а ядро ближе к базальной частям клетки. В синергидах не обнаружен нитчатый аппарат. Яйцеклетка по своим размерам значительно мельче синергид, она имеет почти округлую форму, лишена вакуоли, ядро округлое и располагается в центре клетки. Центральная клетка содержит незначительное количество цитоплазмы, полярные ядра сливаются до оплодотворе-

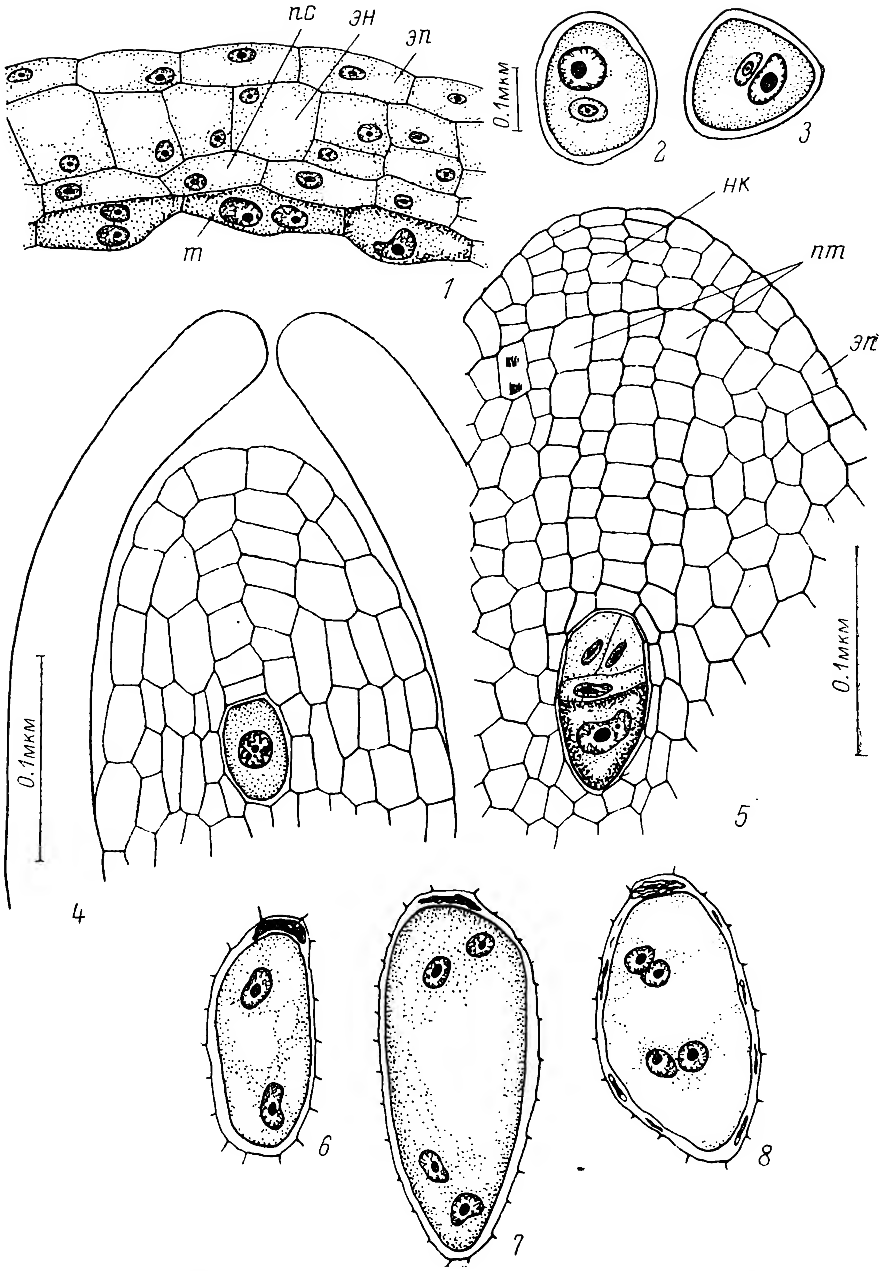


Рис. 1. Мегагаметогенез, стенка пыльника и пыльцевые зерна.

1 — стенка пыльника *Notobuxus acuminata*; *2*, *3* — 2-клеточные пыльцевые зерна *N. acuminata* и *Buxus sempervirens*; *4* — микропилярная часть нуцеллуса *N. acuminata* с многослойной париетальной тканью и материнской клеткой мегаспор; *5* — микропилярная часть семяпочки *B. sempervirens* с нуцеллярным колпачком, многослойной париетальной тканью и Т-образной тетрадой мегаспор; халазальная клетка тетрады значительно крупнее трех других уже дегенерирующих клеток; *6*, *7* — 2- и 4-ядерные зародышевые мешки *B. sempervirens*; *8* — 4-ядерный зародышевый мешок *N. acuminata*.

эп — эпидерма, *эн* — эндотеций, *пс* — промежуточный слой, *т* — тапетум, *пт* — париетальная ткань, *нк* — нуцеллярный колпачок.

ния. Три клетки антипод довольно мелкие, остатки их наблюдаются, когда эндосперм уже начал развиваться (рис. 2, *1*, *4*, *5*).

Необходимо, однако, отметить, что зародышевые мешки исследованных родов значительно различаются по размерам: у рода *Buxus* они почти в 2 раза крупнее, чем у рода *Notobuxus* (рис. 2, *1*, *4*). Представляет также интерес сравнение размеров зародышевого мешка с размерами всего нуцеллуса. Оказалось, что у рода *Buxus* зародышевый мешок почти в 120 раз меньше нуцеллуса (измеряли и сравнивали площади этих структур на центральных срезах). У *N. acuminata* это соотношение несколько меньше (рис. 3, *2*, *3*; 4, *1*, *4*). Зрелые зародышевые мешки у этих родов можно наблюдать перед цветением или вскоре после его начала.

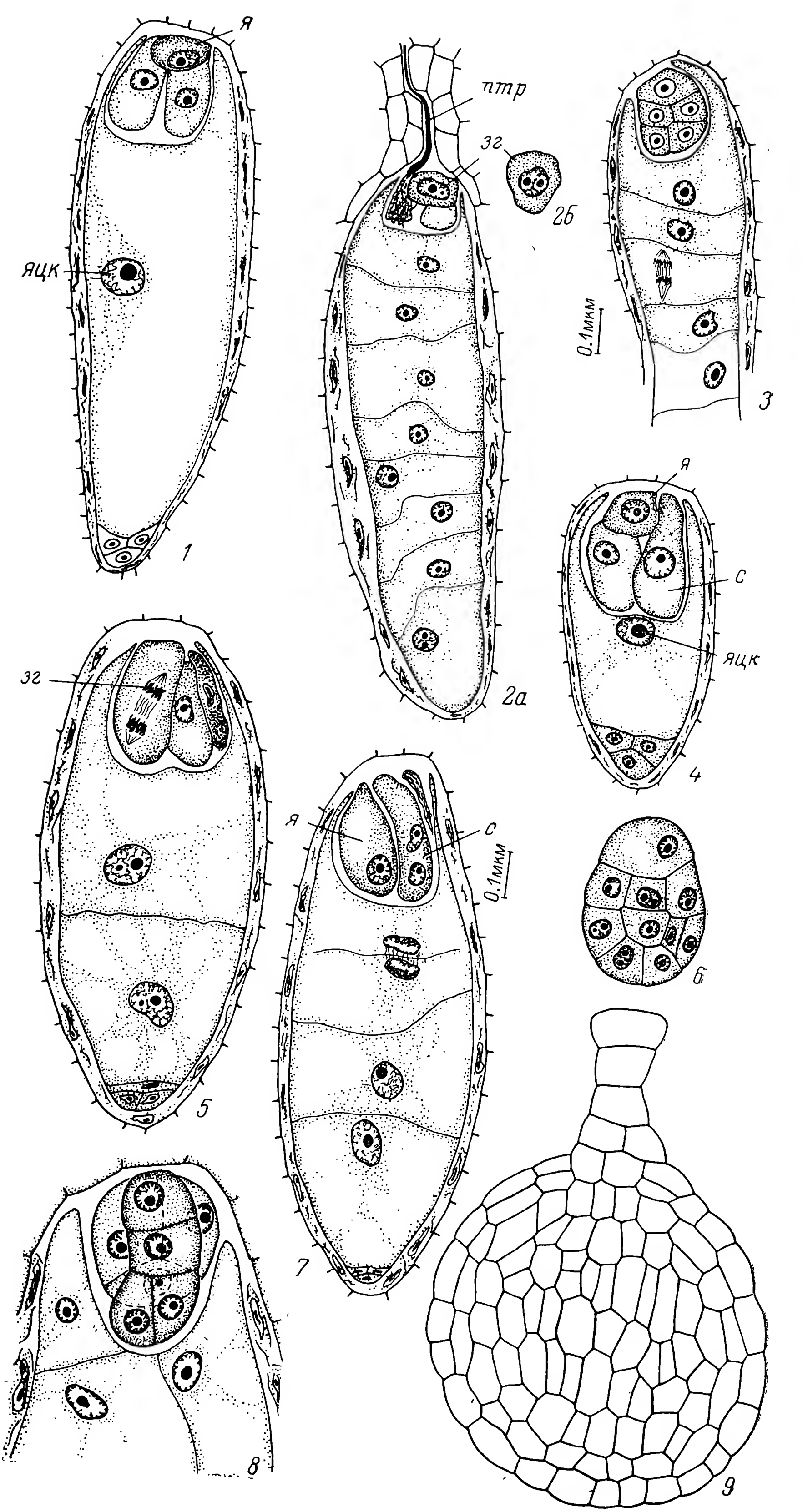
Процесс двойного оплодотворения осуществляется вскоре после опыления как у рода *Buxus*, так и у *N. acuminata*. Пыльцевая трубка с находящимися в ней спермиями проникает из столбика через микропиле в нуцеллус и далее растет по межклетникам этой ткани (рис. 2, *2а*). Далее пыльцевая трубка, как обычно, изливает свое содержимое в одну из синергид, которая вскоре после этого разрушается (рис. 2, *2а*, *5*, *7*). Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, образуя зиготу (рис. 2, *2а*, *2б*). Зигота у рода *Buxus* округлая, лишенная вакуоли, ядро ее находится в центре густоплазменной клетки. Второй спермий, вероятно, сливается с ядром центральной клетки, и эндосперм, как и зародыш, имеет половую природу.

У *Buxus colchica*, *B. balearica* и *B. sempervirens* амфимиксис, однако, часто не происходит. В связи с этим неоднократно отмечалась дегенерация нормально развитых, но неоплодотворенных зародышевых мешков. В этих случаях пыльцевые трубки в семяпочке, как правило, отсутствовали. Очевидно, из-за неблагоприятных условий они не всегда оказываются способными дорасти до зародышевого мешка, в связи с этим не происходит и процесса двойного оплодотворения. Непосредственное влияние факторов внешней среды на характер роста пыльцевых трубок и амфимиксис общеизвестно. Несмотря на дегенерацию неоплодотворенных зародышевых мешков, многие семяпочки у представителей рода *Buxus* продолжают расти и увеличиваться в размерах за счет разрастания нуцеллуса и интегументов. Это приводит к формированию партенокарпических плодов, семена которых лишены как зародыша, так и эндосперма и, естественно, нежизнеспособны. Это явление было отмечено также у *B. sempervirens* и *B. microphylla* (Wiger, 1935).

Зигота у рода *Buxus* вскоре после образования приступает к делениям. Проэмбрио и глобулярный зародыш *B. sempervirens* имеют довольно правильную форму (рис. 2, *3*, *9*). Развитие зародыша происходит быстро, спустя 10—14 дней после опыления у него уже начинают формироваться семядоли (рис. 3, *4*, *5*). Созревают семена в августе. Исследование эмбриогенеза у видов рода *Buxus* сопряжено с трудностями в связи с большим числом стерильных семяпочек. Литературные данные о типе эмбриогенеза у представителей этого рода противоречивы. Одни авторы относят его к типу Onagrad вариации Capsella (Wiger, 1935), другие — к типу Asterad вариации Geum urbanum (Dang-van-Liem, 1959).

У *N. acuminata* период покоя зиготы более продолжительный и достигает 28—30 суток. Первое деление зиготы поперечное (рис. 2, *5*), следующее деление происходит также в поперечном направлении, далее терминальная клетка делится продольно (рис. 2, *8*). У проэмбрио *N. acuminata* довольно рано начинается обособление эмбриодермы (рис. 2, *6*). Дальнейшее развитие зародыша у этого вида протекает довольно медленно, и спустя около 4 месяцев после начала развития только лишь начинается дифференциация семядолей (рис. 3, *7*).

У *N. acuminata* были обнаружены некоторые отклонения в поведении клеток яйцевого аппарата. Неоднократно приходилось наблюдать 2-ядерные синергиды. В случае, показанном на рис. 2, *7*, яйцеклетка, очевидно, осталась неоплодотворенной, первичное же ядро эндосперма оплодотворилось и приступило к делениям. Оплодотворилась ли синергида, ядро которой поделилось, сказать трудно; вторая синергида, через которую вошла пыльцевая трубка, дегенерировала. Наблюдалось также и одновременное развитие проэмбрио из яйцеклетки и синергиды (рис. 2, *8*).


я
птр
зг
зг
2б
яцк
1
3
0.1мкм
2а
я
с
яцк
4
зг
5
я
с
0.1мкм
6
7
8
9

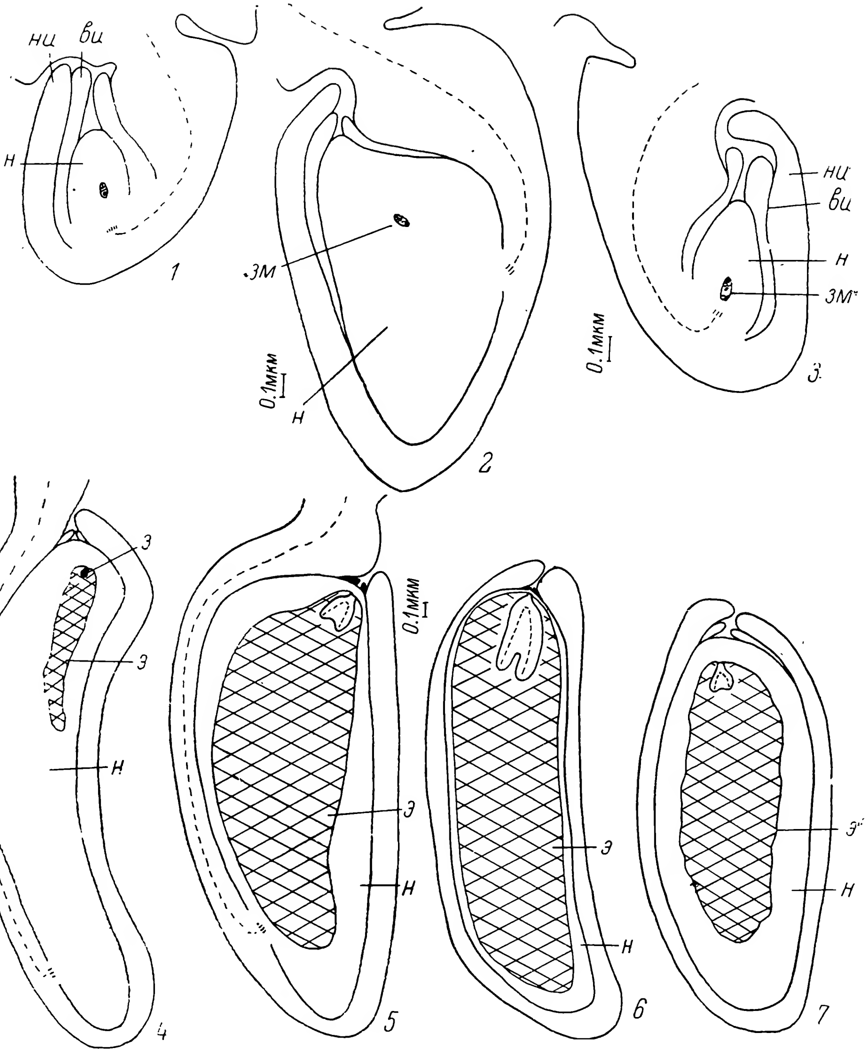


Рис. 3. Строение семяпочек и развитие семени.

1 — семяпочка *Buxus sempervirens* на стадии 1-ядерного зародышевого мешка; *2* — семяпочка *B. sempervirens* на стадии зрелого зародышевого мешка; *3* — семяпочка *Notobuxus acuminata* на стадии зрелого зародышевого мешка; *4* — семяпочка *Buxus sempervirens* с развивающимся эндоспермом и глобулярным зародышем; *5* — семяпочка *B. sempervirens* с дифференцированным зародышем и мощным эндоспермом; *6* — семяпочка *B. colchica* с дифференцированным зародышем и эндоспермом, нуцеллус сохраняется главным образом лишь в халазальной части; *7* — семяпочка *N. acuminata* через 4 месяца после опыления.

ни — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус, *зм* — зародышевый мешок, *э* — эндосперм; *з* — зародыш.

Эндосперм у исследованных родов клеточный (рис. 4, *3*). У видов рода *Buxus* он начинает развиваться раньше зиготы (рис. 2, *2а*), формируется очень интенсивно и вскоре почти полностью вытесняет нуцеллус (рис. 3,

---

Рис. 2. Зрелые зародышевые мешки, развитие зародыша и эндосперма.

1 — зрелый зародышевый мешок *Buxus sempervirens*, полярные ядра слились; *2а* — зародышевый мешок *B. sempervirens* после оплодотворения, видны остатки пыльцевой трубки, зигота, одна из синергид дегенерировала, в центральной клетке — многоклеточный эндосперм; *2б* — зигота другого зародышевого мешка; *3* — зародышевый мешок *B. sempervirens* с многоклеточным эндоспермом и проэмбрио; *4* — зрелый зародышевый мешок *Notobuxus acuminata*; *5* — зародышевый мешок *N. acuminata* после оплодотворения, ядро зиготы в стадии анафазы, одна из синергид дегенерирует, эндосперм двуклеточный; *6* — проэмбрио *N. acuminata*; *7* — зародышевый мешок *N. acuminata* с 4-клеточным эндоспермом, одна из синергид 2-ядерная; *8* — зародышевый мешок *N. acuminata* с развивающимися зиготным и синергидным зародышами; *9* — глобулярный зародыш *B. sempervirens*.

яцк — ядро центральной клетки, *я* — яйцеклетка, *зг* — зигота; *пmp* — пыльцевая трубка, *с* — синергида; остальные обозначения, как на рис. 1.

4—6). У *N. acuminata* период «покоя» вторичного ядра эндосперма, как и зиготы, более продолжительный. Деления в эндосперме начинаются почти одновременно с делениями в зиготе (рис. 2, *5*). Эндосперм хорошо развит и вытесняет большую часть нуцеллуса, когда у зародыша дифференцируются семядоли (рис. 3, *7*).

Полученные оригинальные данные по родам *Buxus*, *Notobuxus* и *Sarcococca* и имеющиеся литературные сведения позволили нам прийти к следующим выводам, касающимся как отдельных родов, так и сем. *Buxaceae* в целом.

Все исследованные представители сем. *Buxaceae* имеют однотипное строение стенки пыльника, которая состоит из эпидермы, 1—2-рядного эндотеция, одного-двух промежуточных слоев и эпидермы, клетки которой могут быть 1—2-ядерными. Неравномерно утолщенные оболочки клеток тапетума обнаружены у рода *Pachysandra*. Зрелые пыльники 2-гнездные, эндотеций имеет фиброзные утолщения, тапетум секреторного типа. Зрелые пыльцевые зерна фертильные, 2-клеточные в родах *Buxus* и *Notobuxus*. У всех исследованных представителей родов *Sarcococca* и *Pachysandra* пыльцевые зерна стерильны, фертильные зерна в оранжерейных условиях и при интродукции не формируются.

Семяпочки у всех родов сем. *Buxaceae* крассинуцеллятные, окружены двумя интегументами, по положению в завязи они могут быть от анатропных (род *Sarcococca*) до кампилотропных (роды *Buxus* и *Notobuxus*). Мнения авторов о типе археспория противоречивы. Wiger (1935) считает, что археспорий одноклеточный. Нашими исследованиями было показано, что у представителей этого семейства субэпидермально наиболее часто закладываются 2—5 археспориальных клеток. Париетальная ткань мощная, у родов *Buxus* формируется также и нуцеллярный колпачок. У представителей родов *Notobuxus* и *Buxus* в мейоз наиболее часто вступает одна спорогенная клетка, реже — две или три клетки. Тетрада мегаспор линейная у родов *Sarcococca* и *Pachysandra*, Т-образная у родов *Buxus* и *Notobuxus*.

Начало зародышевому мешку может дать любая из клеток тетрады у родов *Sarcococca* и *Pachysandra* и, как правило, халазальная — у родов *Buxus* и *Notobuxus*. Зародышевый мешок моноспорический, Polygonum-типа. Однако, несмотря на то что у большинства покрытосемянных формирование зародышевого мешка этого типа отличается исключительным постоянством, у всех представителей сем. *Buxaceae* можно наблюдать в разной степени выраженные отклонения как на ценоцитных стадиях его развития, так и в зрелом состоянии. Это проявляется прежде всего в нарушении полярности при распределении ядер и асинхронности их делений на ценоцитных фазах мегагаметогенеза; такие зародышевые мешки в дальнейшем, как правило, дегенерируют. Наиболее часто такого рода отклонения наблюдаются в роде *Sarcococca*. Зрелые зародышевые мешки представителей этого рода по строению также отличаются от зародышевых мешков других родов этого семейства. Антиподы-клетки у родов *Buxus*, *Notobuxus* и *Pachysandra* формируются постоянно, в центральной клетке находятся 2 полярных ядра. В роде же *Sacrococca* процесс клеткообразования в антиподах часто нарушен, в связи с этим в центральной клетке наряду с полярными могут находиться и халазальные ядра, число ядер в ней по этой причине непостоянно и может колебаться от 2 до 5. Этот факт, как показали проведенные ранее исследования, имеет существенное значение при образовании апомиктического эндосперма. У родов *Buxus*, *Notobuxus* и *Pachysandra* клетки яйцевого аппарата нормально дифференцированы на яйцеклетку и 2 синергиды. У представителей рода *Sarcococca* часто отсутствуют морфологические различия между яйцеклеткой и синергидами, все 3 клетки могут иметь аномальное строение. Клетки яйцевого аппарата у них дегенерируют вскоре после образования, случаи их оплодотворения и развития половых зародышей не наблюдали.

Процесс двойного оплодотворения имеет место у рода *Buxus* и *N. acu-*

minata. Однако у рода *Buxus* и, вероятно, у *N. acuminata* он происходит непостоянно. У видов рода *Buxus* пыльцевые трубки не всегда дорастают до зародышевых мешков и двойное оплодотворение в этих случаях не наблюдается. Однако часть семяпочек с дегенерировавшими зародышевыми мешками продолжает разрастаться, формируя партенокарпические плоды. У *N. acuminata* отмечали деление ядра одной из синергид и формирование синергидных зародышей.

Эндосперм у родов *Buxus* и *Notobuxus*, как и у рода *Sarcococca*, клеточный. Возникает он, вероятнее всего, у двух первых родов в результате оплодотворения. У рода *Sarcococca* эндосперм, согласно нашим данным, имеет апомиктическую природу и может образоваться двумя путями: либо из слившихся полярных ядер, либо из объединившихся полярных и 1—3 халазальных ядер, когда отсутствовал цитокинез. В зрелом семени рода *Sarcococca* запасные вещества накапливаются в зародыше, эндосперм отсутствует, однако сохраняется перисперм. У родов *Buxus* и *Notobuxus* эндосперм сохраняется на протяжении более длительного времени, он обилен при наличии в семени полностью дифференцированного зародыша.

Общим для всех четырех исследованных родов сем. *Buxaceae* является развитие мощной париетальной ткани. Однако у родов *Buxus*, *Notobuxus* и, очевидно, *Pachysandra* как париетальная ткань, так и остальной нуцеллус выполняют только питательные функции, постепенно разрушаются и вытесняются развивающимся зародышем и эндоспермом. У рода же *Sarcococca* большинство клеток париетальной ткани превращается в инициальные клетки и дают начало нуцеллярным проэмбрио.

Темпы развития репродуктивных структур у представителей сем. *Buxaceae* с амфимиктическим и апомиктическим способами образования семян различаются. Прежде всего необходимо отметить, что семяпочки исследованных родов к периоду цветения достигают неодинаковой степени развития. Если у родов *Buxus* и *Notobuxus* к началу цветения уже имеются зрелые зародышевые мешки, готовые к оплодотворению, то у рода *Sarcococca* в это время лишь начинается дифференциация археспориальных клеток; формируются зародышевые мешки у представителей этого рода лишь спустя около 2.5 месяца после цветения. Следовательно, у видов рода *Sarcococca* процесс двойного оплодотворения оказывается невозможным не только из-за стерильности пыльцы, но и из-за отсутствия в семяпочках развитых зародышевых мешков. Выявленная асинхронность в развитии женских и мужских репродуктивных структур, по нашему мнению, не может быть следствием интродукции, так как это очень глубокие нарушения. Таким образом, вполне возможно, что для рода *Sarcococca* и в пределах ареала характерно формирование семян за счет нуцеллярной эмбрионии и апомиктического эндосперма, а не за счет амфимиксиса.

Проведенные наблюдения над представителями родов *Buxus*, *Notobuxus* и *Sarcococca* позволили выявить различия в продолжительности периода между цветением и началом развития проэмбрио, а также в темпах развития половых и нуцеллярных зародышей. Нуцеллярные проэмбрио у рода *Sarcococca* появляются спустя 3.5—4 месяца после цветения; половые зародыши у рода *Buxus* начинают развиваться вскоре после опыления, а у *N. acuminata* — спустя около месяца. Продолжительность периода от проэмбрио до дифференцированного зародыша с отчетливо обособленными семядолями, корневым апексом и гипокотилем составляет: у *B. sempervirens* — 10—14, у *N. acuminata* — 28—30 и у *S. humilis* — 10—15 суток. В дальнейшем доразвитие зародышей и созревание семян происходят довольно быстро у родов *Buxus* и *Sarcococca* и несколько медленнее — у *N. acuminata*.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что у родов *Buxus*, *Notobuxus*, *Pachysandra* и *Sarcococca* имеются в разной степени выраженные отклонения от нормы в развитии репродуктивных структур; наиболее частые нарушения обнаружены у представителей рода *Sarcococca*.

Сопоставление результатов эмбриологических исследований с данными по систематике, палеоботанике и географическому распространению растений сем. *Buxaceae* представляет несомненный интерес. Известно, что в сем. *Buxaceae* включается 5 родов: *Buxus*, *Notobuxus*, *Sarcococca*, *Pachysandra* и *Styloceras*, объединяющих около 40 видов (Меликян, 1968). Каждый из родов состоит из очень ограниченного числа видов: род *Pachysandra* — 3, род *Notobuxus* — 1, род *Styloceras* — 3, род *Buxus* — около 30 (Пояркова, 1949; Артюшенко, 1958); род *Sarcococca* — 5 видов (Wisley, 1930). По данным Г. М. Борисовской (1980), число видов в некоторых родах больше: род *Buxus* — около 50 и род *Sarcococca* — около 15 видов. Ареалы большинства родов семейства очень ограничены. Род *Sarcococca* произрастает лишь в Центральном и Западном Китае, род *Pachysandra* — на юге о. Сахалин, в Юго-Западном Китае и в юго-восточных штатах США, род *Notobuxus* — в Западной Африке; род *Styloceras* — только в Южной Америке. Лишь ареал рода *Buxus* значительно шире, он охватывает как некоторые субтропические области, так и области умеренного пояса и встречается в Восточной Азии, Средиземноморье (включая Кавказ), в приатлантической Европе, Вест-Индии, на островах Сокотра и Мадагаскар, а также в Африке (Буш, 1911; Пояркова, 1947, 1949; Артюшенко, 1958). Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что наиболее древние находки представителей рода *Buxus* обнаружены в отложениях плейстоцена — *B. pleistocenica*, который мало отличается от современного *B. sempervirens* (Буш, 1911). *B. wallichiana* и *B. papillosa*, также близкие к *B. sempervirens*, обнаружены в отложениях раннего плейстоцена. В настоящее время эти виды в местах их обнаружения отсутствуют, но сохранились в области дождевых лесов Северо-Западных Гималаев (Puri, 1948). Распространение *B. sempervirens* в Европе также претерпело значительные изменения (Wegmüller, 1965). Северная граница распространения этого вида в настоящее время проходит по р. Рейн, ранее она была значительно севернее. S. Wegmüller (1965) считает, что *B. sempervirens* вымер во многих местах своего первоначального произрастания, что привело к сокращению и расколу ранее единого европейского ареала этого вида. Данные о других родах семейства отсутствуют.

Из приведенных сведений отчетливо видно, что сем. *Buxaceae* характеризуется очень низким отношением числа видов к числу родов (около 8—10), большим числом монотипных и олиготипных родов. Ареал семейства дизъюнктивный и не составляет единого целого. Следует также отметить, что входящие в него роды представлены наиболее древними жизненными формами: вечнозелеными деревьями, кустарниками или полукустарниками. Согласно кодексу примитивности и специализации, применяемому в филогенетических построениях, а также учению об ареалах (Тахтаджян, 1947; Толмачев, 1962), все рассмотренные черты свидетельствуют о древности, реликтовости и регрессе сем. *Buxaceae*. Наличие отклонений в эмбриологических процессах, наблюдаемых у всех четырех исследованных родов, по нашему мнению, полностью подтверждает этот вывод, а род *Sarcococca* и, возможно, род *Pachysandra* по эмбриологическим признакам являются более примитивными по сравнению с родом *Buxus*.

Выражаю искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору М. С. Яковлеву за ценные замечания, внимание и интерес к работе; старшему лаборанту Т. А. Плющ — за техническую помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1958). Самшитовые — *Buxaceae* Dumort. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Борисовская Г. М. (1980). Семейство самшитовые (*Buxaceae*). В кн.: Жизнь растений, 5, 1. М., Просвещение. — Буш Н. А. (1911). *Buxaceae*, *Empetraceae*, *Anacardiaceae*, *Aquifoliaceae*, *Celastraceae*, *Staphyleaceae*. В кн.: Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В. Материалы для флоры Кавказа, 3, 8. Юрьев. — Меликян А. П. (1968). Положение семейств *Buxaceae* и *Simmondsiaceae* в системе. Бот. ж., 53, 8. — Наумова Т. Н. (1979). Семяпочка, макроспорогенез, микро- и макрогаметогенез у *Sarcococca humilis* Hort. Бот. ж., 64, 5. — Наумова Т. Н. (1980). Нуцеллярная полиэмбриония в роде *Sarcococca* (*Buxaceae*). Бот. ж., 65, 2. — Пояркова А. И. (1947). Кавказский самшит в его систематических и географических отношениях. Реф. науч.-иссл. работ за 1945 г. Отд. биол. наук АН СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Пояркова А. И. (1949). Самшитовые — *Buxaceae* Dumort. В кн.: Флора СССР, 14. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тахтаджян А. Л. (1947). О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюл. МОИП, отд. биол., 52, 5. — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. Л., Изд. ЛГУ. — Dang-van-Liem. (1959). Embryogenie des buxacées development de l'embryon le *Buxus sempervirens* L. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 248, 12.— Jönsson B. (1879—1880). Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Lunds Univ. Årskr., 16, 4. — Mauritzon J. (1935). Kritik von J. Wiger's Abhandlung «Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae* and *Burseraceae*». Bot. Not. (Lund), 490. — Puri G. S. (1948). The genus *Buxus* in pleistocene of Kashmir. Indian forester, 74, 10. — Samuelsson G. (1913). Studien über die Entwicklungeschichte einiger Bicornestypen. Ein zur Kenntnis der systematischen Stellung der *Diapensiaceae* und *Empetraceae*. Svensk Bot. Tidskr., 7. — Wegmüller S. (1965). Der Nachweis des fossilen Pollens von *Buxus sempervirens* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 75. — Wiger J. (1930). Ein neuer Fall von autonomer Nucellar polyembryonie. Bot. Not. (Lund), 5. — Wiger J. (1935). Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae* and *Burseraceae*. Lund. — Wiger J. (1936). Reply to remarks on my paper on *Buxaceae*, *Meliaceae* etc. Bot. Not. (Lund), 6. — Wisley B. O. M. (1930). Notes on *Sarcococca*. Garden Chron., 87.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VII 1980.

SUMMARY

The investigated *Buxus sempervirens* L., *B. colchica* Pojark., *B. balearica* Lam., *Notobuxus acuminata* Hutch. are closely related embryologically. Mature pollen grains are 2-celled. The ovule is crassinucellate, campylotropous with two integuments. The embryo sac is the of Polygonum-type, the deviations in its development are possible. The embryo and the endosperm are formed after fecundation, but the development of the parthenocarpic seeds is also possible in *Buxus*. The comparison of the generative structures in *Buxus* and *Notobuxus* which have amphimixis with the obligate apomictic species of the genus *Sarcococca* is carried out.

УДК 576.744 : 581.84/85

Б. Р. Васильев, Н. И. Гольцова, С. Ф. Колодяжный

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ ГОДИЧНОГО ВЕГЕТАТИВНОГО ПОБЕГА *LIRIODENDRON TULIPIFERA* (*MAGNOLIACEAE*). СВЯЗЬ МЕЖДУ АНАТОМИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ МЕТАМЕРОВ ЗАКОНЧИВШЕГО РОСТ ПОБЕГА

B. R. VASSILIEV, N. I. GOLTSOVA, S. TH. KOLODYAZHNY. SOME REGULARITIES STRUCTURE OF THE ANNUAL VEGETATIVE SHOOT OF *LIRIODENDRON TULIPIFERA* (*MAGNOLIACEAE*). CORRELATION OF THE ANATOMICAL CHARACTERS OF METAMERS OF THE FORMED SHOOT

Исследованы корреляции между 60 признаками внутреннего строения листа годичного побега *Liriodendron tulipifera*. Показано, что средний уровень связи между анатомическими признаками в 1.5 раза ниже, чем между морфологическими. Применение факторного анализа позволило сгруппировать признаки в плеяды и описать основные закономерности изменения листа на годичном побеге. Полученные результаты обсуждаются и сопоставляются с теорией циклического старения и омоложения Н. П. Кренке и закономерностями, выявленными В. Р. Заленским. Выделение нескольких групп признаков, различающихся характером изменения в пределах годичного побега, свидетельствует о многообразном проявлении возрастных состояний этого сложного органа и о наличии, по-видимому, нескольких факторов, одновременно сказывающихся на его формировании.

Годичный побег является основной структурной единицей надземной части многолетнего растения. Заложение, формирование и строение боковых органов годичного побега связаны с уровнем филогенетического развития вида, его систематическим положением, экологическим типом, а также с условиями местообитания и индивидуальными особенностями растения. Выявление основных закономерностей изменения листьев в пределах годичного побега представляет, таким образом, интерес не только для сравнительной и экологической морфологии, но также для интродукции и растениеводства.

В наших предыдущих работах на модельных годичных побегах тюльпанного дерева *Liriodendron tulipifera* L. мы изучили степень изменчивости признаков листа (Васильев, Гольцова, 1979), характер изменения строения метамера по побегу (Васильев, Гольцова, 1980) и взаимосвязи между признаками морфологического строения листа (Васильев, Гольцова и др., 1980). В настоящей работе исследуется структура взаимосвязей анатомических признаков метамера сформированного вегетативного годичного побега тюльпанного дерева. Мы исследовали структуру связей на каждом из модельных побегов в отдельности. При таком подходе объем выборки естественным образом ограничивается числом метамеров на изучаемом побеге. Вопрос о статистической достоверности результатов в данной ситуации не возникает, так как в отношении изучаемого побега эти результаты получены по всей генеральной совокупности. В надежности распространения выводов на множество побегов мы убедились путем сопоставления структуры связей признаков и закономерности изменения листа у нескольких модельных побегов.

Материал собран и зафиксирован в июле 1975—1978 гг. в ботанических садах Адлера и Батуми. Изучено анатомическое строение закончивших рост типичных годичных побегов с деревьев, находящихся в генеративной фазе развития. Анатомические препараты изготовлены и измерены многократно для каждого листа с использованием общепринятых методик. В табл. 1 приведены данные о строении одного из типичых модельных побегов, имеющего 9 листьев. Сила взаимосвязей между признаками измерялась с помощью коэффициента корреляций Бравэ—Пирсона. Полученная полная корреляционная матрица в настоящей работе не приводится из-за значительного объема матрицы. В ходе исследования была вычислена матрица факторных нагрузок, что дало возможность изучить факторную структуру и сгруппировать признаки в плеяды. После этого для каждого листа были вычислены значения факторов, позволившие наглядно представить ход изменения строения листьев на годичном побеге.

Средняя арифметическая величина модулей коэффициентов парной корреляции признаков анатомического строения листа низкая ($\overline{|r|}=0.368$). Индикатором набора признаков внутреннего строения метамера является относительная площадь проводящей ткани на поперечном срезе черешка ($\overline{|r|}=0.506$). Этот признак несет больший, чем любой другой из исследованного набора, объем информации о метамере в целом. Близкие к индикатору значения $\overline{|r|}$ имеют площади проводящей ткани и всего поперечного сечения междоузлия. Напомним, что последний признак выступал в качестве индикатора матрицы парных корреляций показателей морфологического строения метамера. По-видимому, величина этих признаков связана с функционированием конуса нарастания побега и развитием листьев.

Рассмотрим факторную структуру (корреляционные плеяды) признаков анатомического строения листьев модельного побега тюльпанного дерева (табл. 2). На долю первого фактора F_1 приходится 34% от общей изменчивости. Максимальную корреляцию с ним имеют 26 признаков листа и стебля. Мы проанализировали силу и направление связи членов этой плеяды и попытались выяснить, как они выражены у взрослых листьев разного размера. При этом оказалось, что крупные листья годичного побега *L. tulipifera* в противоположность мелким отличаются удлиненностью и бóльшим числом антиклинальных делений клеток палисадной ткани; высоким устьичным индексом; более извилистыми стенками эпидермальных клеток; бóльшим числом проводящих пучков и значительным объемом паренхимы в черешке; тонким и длинным междоузлием. Увеличенные число и удельная поверхность клеток пластинки (за счет снижения их объема и увеличения извилистости стенок), по видимому, указывают на возможность более активных процессов обмена веществ у крупных листьев по сравнению с мелкими.

Со вторым фактором F_2, суммарная дисперсия которого составляет 18.5%, связаны 15 признаков, среди них — размеры и число делений клеток покровных тканей пластинки листа, форма клеток нижней эпидермы, толщина листа и густота его жилкования. Толстый лист в отличие от тонкого характеризуется негустым жилкованием, уплощенными (относительно редко делящимися) клетками эпидермы, ярче выраженной дифференцировкой тканей листа (усилены различия в строении эпидермы и мезофилла), многочисленными хлоропластами палисадных клеток.

Плеяда третьего фактора F_3 состоит из 10 признаков (суммарная изменчивость 16.8%) и включает коэффициент палисадности, размер клеток мезофилла листа и степень развития первичных тканей черешка. Листья тюльпанного дерева с высоким коэффициентом палисадности и крупноклеточным мезофиллом имеют толстый черешок с хорошо развитой механической тканью, бóльшим числом рядов клеток камбия и сниженным

ТАБЛИЦА 1

Анатомическое строение листьев сформированного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera*

№ п/п	Признак				Номер листа, считая от основания побега								
					I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
1*	Толщина пластинки листа, мкм				200	187	203	193	181	220	191	201	141
2*	Густота жилкования, мм на 1 см²				700	603	583	633	733	650	710	556	725
3	Пластинка листа	эпидерма	верхняя	Высота клетки, мкм	19	13.6	15.0	17.4	19.4	17.5	12.8	13.5	16.5
4				Периметр клетки, мкм	183	175	163	160	183	194	187	196	128
5*				Число клеток на 1 мм²	675	825	850	825	922	675	744	623	1229
6*				Извилистость стенок клетки, отношение периметра к корню квадратному от площади	4.55	4.58	4.59	4.60	5.26	4.76	4.83	5.04	4.80
7				Отношение высоты клетки к толщине листа, %	9.5	7.3	7.4	9.0	10.7	7.9	10.6	6.7	11.7
8*				Число генераций клеток [а]	22.9	23.3	23.6	23.9	24.1	23.6	23.7	23.1	24.2
9			нижняя	Высота клетки, мкм	20.8	18.5	21.2	14.4	21.5	21.8	21.2	21.8	20.3
10				Периметр клетки, мкм	134	153	129	138	114	152	154	188	117
11*				Площадь клетки, мкм²	766	942	883	888	591	982	963	1229	625
12*				Извилистость стенок клетки (то же, что для верхней)	4.84	4.99	4.34	4.63	4.69	4.85	4.96	5.36	4.68
13				Число клеток на 1 мм²	1500	1450	1360	1480	1600	1510	1610	1110	2360
14				Число устьиц на 1 мм²	163	175	125	175	211	244	259	175	306
15*				Устьичный индекс, % [б]	9.9	13.4	10.5	12.6	13.2	16.2	16.7	15.7	12.7
16		мезофилл	палисадная ткань	Число клеток на 1 мм²	3420	4328	2860	2551	3192	4109	4756	5251	5102
17				Толщина ткани, мкм	79.3	77.5	85.2	84.5	73.0	88.0	81.0	82.2	48.7
18*				Коэффициент палисадности, % [в]	49.5	50.0	51.1	52.4	52.1	48.7	51.6	49.6	46.7
19				Высота клетки, мкм	29.9	30.5	27.6	30.3	34.2	32.2	32.9	30.7	29.0
20				Диаметр клетки, мкм	17.1	15.2	18.7	19.8	17.7	15.6	14.5	13.8	14.0
21*				Удлиненность клетки, отношение высоты к диаметру	1.75	2.00	1.47	1.60	1.90	2.04	2.27	2.23	2.10
22				Число хлоропластов в клетке	19.1	16.0	15.6	17.2	15.0	19.7	18.9	19.0	17.4
23*				Диаметр хлоропласта, мкм	6.4	6.6	7.1	6.5	4.5	6.4	5.2	5.7	7.3
24				Отношение поверхности клетки к числу ее хлоропластов, мкм²/хлрп	108	114	139	145	160	99.5	96.7	85.8	91.0
25*				Число генераций клеток	24.4	25.7	25.3	25.5	25.9	26.2	26.4	26.2	26.3
26			губ.	Число клеток на 1 мм²	362	510	413	394	317	366	494	425	677
27*				Число генераций клеток	21.1	22.6	22.5	22.8	22.5	22.7	23.1	22.6	22.3
28*		соотношение числа клеток в слое		Нижней и верхней эпидермы	2.22	1.76	1.60	1.79	1.74	2.24	2.16	1.78	1.92
29				Палисадной ткани и верхней эпидермы	5.07	5.25	3.37	3.09	3.46	6.09	6.39	8.43	4.15
30				Палисадной и губчатой тканей	9.45	8.48	6.92	6.48	10.1	11.2	9.63	12.4	7.54

31*	Черешок	общие характеристики	Число проводящих пучков	8	9	8	9	13	17	14	15	16
32*			Площадь поперечного сечения, мм²	1.71	2.59	2.79	3.63	3.93	5.42	5.09	3.96	4.52
33			То же проводящей ткани	0.398	0.626	0.677	0.747	0.719	0.804	0.785	0.612	0.698
34			То же механической ткани	0.167	0.252	0.313	0.385	0.446	0.582	0.480	0.324	0.428
35			Площадь проводящей ткани, в процентах к сечению черешка	23.3	24.2	24.3	20.6	18.3	14.8	15.4	15.5	15.4
36			То же механической ткани	9.8	9.7	11.2	10.6	11.4	10.7	9.4	8.2	9.5
37		отдельный пучок	Площадь поперечного сечения, мм²	0.079	0.073	0.106	0.085	0.107	0.136	0.111	0.084	0.091
38			То же флоэмы	0.012	0.011	0.015	0.009	0.014	0.013	0.010	0.010	0.013
39			То же ксилемы	0.036	0.037	0.050	0.043	0.048	0.066	0.052	0.045	0.048
40			То же механической ткани	0.028	0.025	0.038	0.033	0.044	0.054	0.043	0.029	0.031
41*			Площадь пучка, в процентах к сечению черешка	4.62	2.81	3.79	2.34	2.72	2.51	2.18	2.12	2.01
42			Площадь флоэмы, в процентах к сечению пучка	14.0	15.4	14.1	11.0	12.6	9.2	8.9	12.1	13.8
43			То же ксилемы	46.1	50.5	47.8	50.6	44.5	48.3	47.3	53.5	52.5
44*			То же механической ткани	35.2	31.7	35.5	38.4	40.9	40.0	38.6	34.4	33.5
45*			Число рядов элементов ксилемы	17	15	23	15	18	17	18	16	14
46			Число слоев элементов ксилемы	15	15	16	21	20	19	21	20	22
47*			Диаметр сосудов вторичной ксилемы, мкм	50.6	50.9	56.9	55.5	49.6	66.7	52.6	70.4	75.8
48			Диаметр механических волокон, мкм	13.3	13.2	16.0	17.1	15.4	14.5	17.4	16.1	15.7
49			Отношение площади листа к площади сечения проводящей ткани черешка	158	200	217	250	264	239	230	295	206
50	Междоузлие		Число групп первичной ксилемы	63	65	65	59	65	69	60	61	56
51*			Площадь поперечного сечения, мм²	31.7	25.0	23.9	17.3	16.9	13.8	11.6	9.95	6.43
52			То же коры	10.4	8.4	7.4	4.2	4.2	5.3	2.5	2.2	1.5
53			То же механической ткани	0.368	0.528	0.437	0.423	0.449	0.338	0.317	0.243	0.117
54			То же проводящей ткани	16.63	11.57	11.36	8.68	8.45	3.86	4.48	3.56	1.98
55			То же сердцевины	4.3	4.6	4.7	3.9	3.8	4.2	4.4	4.0	2.9
56			Площадь коры, в процентах к сечению междоузлия	33.8	33.6	31.0	24.3	24.9	38.5	21.5	22.1	23.3
57*			То же проводящей ткани	52.5	46.3	47.5	50.3	50.1	28.0	38.5	35.8	30.8
58			То же сердцевины	13.6	18.4	19.7	22.6	22.5	30.5	37.8	40.2	45.1
59			Число паренхимных клеток по диаметру сердцевины	36.5	35.0	35.5	35.0	28.0	30.5	32.0	34.0	30.0
60			Диаметр клеток сердцевины, мкм	84.5	114	133	146	146	136	171	144	129

Примечание. Звездочками отмечены признаки, отобранные для дальнейшего анализа.

[а] Число генераций клеток вычислено по формуле

$$n = \frac{\ln(\text{число клеток на 1 мм}^2 \times \text{площадь листа, мм}^2)}{\ln 2}.$$

[б] Устьичный индекс вычислен по формуле

$$k = \frac{\text{число устьиц на 1 мм}^2}{\text{число устьиц и основных клеток на 1 мм}^2}.$$

[в] Коэффициент палисадности — отношение высоты палисадной ткани к высоте мезофилла, %.

ТАБЛИЦА 2

Факторные нагрузки анатомических признаков листа сформированного вегетативного годичного побега *Liriodendron tulipifera*

№ признака	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5	№ признака	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5
1	—287	**788**	440	100	220	33	**606**	—168	592	—285	315
2	201	**—616**	169	508	—429	34	**741**	—143	580	098	233
3	—303	—448	309	**493**	—199	35	**—958**	—028	—114	—155	068
4	007	**853**	372	235	—277	36	—422	—428	**738**	122	235
5	184	**—923**	—201	—073	098	37	410	038	**713**	375	407
6	559	—030	338	073	—490	38	—207	—386	247	**509**	387
7	289	**—756**	058	253	—398	39	**576**	062	559	274	522
8	412	**—785**	395	—192	072	40	371	028	**815**	347	266
9	291	255	053	**635**	050	41	**—862**	075	—047	410	029
10	298	**893**	—228	—242	004	42	**—634**	—245	—575	061	—048
11	200	**880**	—119	—344	210	43	408	100	**—655**	—481	264
12	434	**691**	—374	027	—408	44	210	—049	**904**	161	—162
13	351	**—833**	—253	257	057	45	—372	120	**504**	046	330
14	**802**	—410	—074	304	—039	46	**814**	—344	180	—266	—166
15	**819**	450	220	—061	—046	47	**662**	—087	—407	038	439
16	**735**	240	—554	143	—045	48	468	—161	336	**—620**	—015
17	—532	**746**	499	—148	143	49	**543**	265	401	—456	—134
18	—551	134	**672**	—499	—557	50	—323	457	**499**	436	275
19	402	174	574	230	**—578**	51	**—956**	162	—019	193	—055
20	**—694**	—264	525	—254	051	52	**—892**	209	—070	333	096
21	**812**	290	—253	182	—278	53	**—708**	210	448	—178	—079
22	398	**508**	—226	354	050	54	**—969**	063	—035	129	—173
23	—249	—244	—540	—055	**734**	55	—541	**657**	264	—059	170
24	—547	—374	**637**	—271	—151	56	—475	263	067	**561**	483
25	**919**	017	144	—179	128	57	**—845**	—108	165	—230	—437
26	426	—412	**—664**	—153	217	58	**939**	—077	—239	—095	077
27	553	076	449	**—561**	226	59	**—673**	403	—404	—311	147
28	249	209	—027	**677**	—066	60	**655**	018	530	—483	—032
29	492	**790**	—308	134	—106						
30	444	**670**	063	426	—283						
31	**940**	024	059	287	065	Суммарная факторная дисперсия,%	34.1	18.5	16.8	10.0	6.7
32	**905**	—030	362	030	168						

Примечание. F_1—F_5 — первый—пятый факторы. Нуль и точка перед десятичными разрядами коэффициента корреляции с факторами опущены. Жирным шрифтом выделены коэффициенты признаков, определяющих фактор.

относительным объемом вторичной ксилемы в проводящих пучках. У листьев же с низким коэффициентом палисадности и мелкоклеточным мезофиллом вышеперечисленные признаки черешка не выражены.

С четвертым фактором F_4 достаточно прочно связаны отношение площадей проекции клеток верхней и нижней эпидермы, высота эпидермальных клеток, число делений клеток губчатой ткани, диаметр механических волокон и площадь флоэмы на поперечном сечении пучка черешка, относительный объем коры в стебле. Увеличенный объем покровных тканей (главным образом за счет верхней эпидермы), флоэмы черешка и коры стебля сочетается у листьев *L. tulipifera* с ограниченным числом делений клеток губчатой ткани и узкими механическими волокнами черешка.

С пятым фактором F_5 наиболее прочно связана величина хлоропластов клеток палисадной ткани. У листа с короткими палисадными клетками, имеющими крупные хлоропласты, увеличен абсолютный объем ксилемы в пучке черешка и относительный объем коры в междоузлии. Напротив, уменьшенный объем ксилемы в черешке и коры в междоузлии характерен для листьев с длинными палисадными клетками и мелкими хлоропластами. F_5 включает экологические признаки, но интерпретация его затруднена, так как он содержит всего 7% суммарной дисперсии изученных признаков.

Таким образом, нам удалось выявить пять основных плеяд анатомических признаков. Сопоставление этих результатов с полученными нами ранее при изучении морфологии того же самого модельного побега (Васильев, Гольцова и др., 1980) показало, что внутреннее строение сложнее внешнего, и поэтому анатомические признаки являются более интересными и важными для систематики и филогении. Интерпретации поддается большее число факторов, и нагрузки между ними распределены более равномерно.

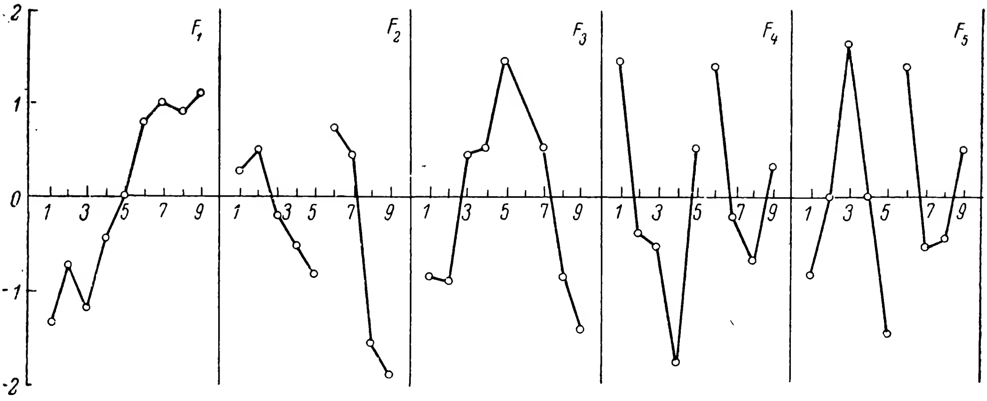
Признаки строения пластинки листа довольно широко представлены во всех корреляционных плеядах — факторах, тогда как признаки черешка и междоузлия входят в состав меньшего числа факторов. Таким образом, характеристика внутреннего строения пластинки листа сложнее, а изученные признаки ее более независимы, чем у черешка. Еще более бедной оказалась характеристика междоузлия. Возможно, что это связано с ограниченным числом функций, выполняемых и черешком, и междоузлием. Аналогичную картину мы наблюдали при анализе морфологических признаков, однако средний уровень связи между ними в 1.5 раза выше, чем между анатомическими признаками.

Пластинка, черешок и междоузлие на побеге изменяются в достаточной степени независимо друг от друга. Слабыми оказались даже корреляции между тканями в каждом из этих органов. Примером тому служат флоэма, ксилема и механическая ткань пучков черешка, признаки которых попали в разные корреляционные плеяды. В листовой пластинке относительно независимо друг от друга изменяются верхняя и нижняя эпидермы, покровная ткань и мезофилл, палисадная и губчатая паренхимы (см. в табл. 2 признаки: число клеточных делений, размеры и форму клеток соответствующих тканей, которые распределились по разным факторам). Характеристики ткани и составляющих ее клеток тоже во многом не связаны. Так, степень развития палисадной ткани слабо коррелирует с размерами и формой палисадных клеток. Даже продольные и поперечные размеры клетки могут иметь низкий уровень связи — высота клеток не связана с величиной их проекции в плоскости листа. Отсюда следует, что при описании листа необходимо учитывать весь комплекс приведенных выше показателей.

Следуя принципам, изложенным нами ранее (Васильев, Гольцова и др., 1980; Васильев, Дариев и др., 1980), мы произвели отбор показателей и предполагаем для дальнейшей работы использовать 22 признака внутреннего строения листа тюльпанного дерева (в табл. 1 они отмечены звездочкой). При этом мы старались убрать избыточную мощность некоторых плеяд, отдавая предпочтение признакам — индикаторам плеяд, а также учитывали степень изменчивости и биологический смысл оставляемых показателей.

Рассмотрим изменение значения факторов у листьев модельного годичного побега (см. рисунок). Значения F_1 монотонно возрастают с увеличением порядкового номера листа на побеге: лист становится крупнее, увеличиваются число антиклинальных делений и удлиненность клеток палисадной ткани, устьичный индекс, извилистость стенок клеток верхней эпидермы, число пучков и объем паренхимы в черешке листа.

Изменение значений F_2 может рассматриваться в виде двух очередных монотонно убывающих кривых. Это позволяет выделить две части у модельного годичного побега. От 1-го к 5-му листу, выросших из зимующей почки, и от 6-го к 9-му, сформированных в процессе открытого роста, наблюдаются аналогичные изменения — снижение степени дифференцировки тканей листа. Лист становится тоньше, а жилкование гуще, возрастает число делений клеток эпидермы и уменьшается их размер, так же уменьшаются число хлоропластов в палисадной ткани и разница в строении клеток эпидермы и мезофилла. Последние листья каждой части годичного побега тюльпанного дерева имеют, таким образом, большее сходство, чем первые, с листьями деревьев дождевого тропического леса, исследованными К. Сидибе и Б. Р. Васильевым (1977). У них ярче проявляются, как мы считаем, анцестральные черты строения. Это понятно, так как наличие специализированных, видоизмененных элементов в начале листовой



Изменение значений факторов в зависимости от положения листа на сформированном вегетативном годичном побеге *Liriodendron tulipifera*.

По оси абсцисс — порядковый номер листа, считая от основания побега; *по оси ординат* — значение фактора; F_1—F_5 — первый—пятый факторы соответственно.

серии годичного побега многолетних растений широко распространено, примером тому служат чешуи и катафиллы.

Ход изменения признаков F_3 представлен одновершинной кривой возрастных изменений, описанной Н. П. Кренке (1940) и имеющей восходящую и нисходящую ветви. В первой части побега вплоть до 5-го листа наблюдается увеличение палисадности, крупноклеточности мезофилла и степени развития первичных тканей в черешке, тогда как с 6-го листа — снижение этих показателей.

Признаки, определяющие F_4, отличаются двумя периодами циклических изменений на годичном побеге. В пределах каждой части побега сначала уменьшается объем покровных тканей, флоэмы черешка и коры стебля, но возрастают число делений клеток губчатой ткани и диаметр механических волокон черешка, а затем наблюдаются тенденции к обратному.

Изменение F_5 носит неопределенный характер.

Закономерность поведения основных интерпретируемых факторов у очередных листьев модельного годичного побега *L. tulipifera* подтверждает наличие выделенных нами ранее на основе изучения морфологии листа (Васильев, Гольцова, 1980; Васильев, Гольцова и др., 1980) двух частей побега, связанных с двумя периодами роста в процессе его формирования. Граница между ними проходит между 5-м и 6-м листьями. Изменение показателей, входящих в состав F_1, F_2, F_4, имеет сходный характер у очередных листьев в пределах первой и второй частей годичного побега. Эти части отличаются направлением изменения признаков, определяющих F_3, и значениями у их листьев признаков F_1.

У листьев каждой из ортостих (1-й и 6-й лист, 2-й и 7-й, 3-й и 8-й, 4-й и 9-й) наблюдаются сходные по величине и знаку приросты значения F_1. Изменение F_3 в листовой серии 1—3—5—6—8 аналогично тому, что наблюдается у листьев 2-го, 4-го, 7-го, 9-го. Такая закономерность может быть связана со сложным ритмом заложения листовых зачатков в точке роста или с особенностями геометрии побега — его билатеральностью. Сходство или различие листьев годичного побега зависит в значительной степени от характера контактов между их проводящими системами, т. е. определяется строением узла и ходом пучков листового следа. Таким образом, примененный нами факторный анализ по методу главных компонент позволил на основе структуры всех исследованных связей сформировать ограниченный набор новых признаков (факторов), которые достаточно полно характеризуют основные свойства изученной системы (побега). Изменение этих показателей в пределах годичного побега имеет четко выраженную закономерность.

В. Р. Заленский (1904) одним из первых исследовал особенности анатомического строения листьев в пределах одного растения. Он отметил возрастание ксероморфности у листьев более высоких ярусов. Полученные нами результаты противоречат некоторым выводам Заленского. Изменение на годичном побеге *L. tulipifera* размеров листа, числа, размеров и формы клеток мезофилла и эпидермы (см. рисунок, F_1 и F_2) не следует, с нашей точки зрения, рассматривать как усиление ксероморфности. Возможно, это объясняется спецификой исследованного нами объекта. Кроме того, отметим, что Заленский, изучая листья только срединной формации, не имел полной картины изменения листовых органов годичного побега и считал показателями ксероморфности признаки, которые не всегда являются таковыми (например, мелкоклеточность и густота жилкования). Наиболее приемлемое, на наш взгляд, объяснение причин изменения строения листа на растении предложил Кренке (1940). Все явления в организме он связывал с его возрастным состоянием. Он считал, что старение протекает непрерывно, но неравномерно как в индивидууме в целом, так и в его отдельных частях и признаках. Возрастная изменчивость при этом имеет закономерное морфофизиологическое выражение, характеризующееся кривыми с восходящей и нисходящей ветвями или производными от этих кривых. Обнаруженные нами закономерности изменения анатомических признаков на годичном побеге *L. tulipifera* могут быть интерпретированы с позиций теории Кренке. Эти изменения являются циклическими, но различаются формой и продолжительностью цикла. При внимательном рассмотрении видно, что в каждом из них находят выражение особенности структуры (наличие ортостих, парастих, генетической спирали, билатеральности), ритма и фаз развития побега.

Тот факт, что нами выявлен ряд групп признаков, различающихся по характеру их изменения в пределах годичного побега, свидетельствует о многообразном проявлении возрастных состояний этого сложного органа и о наличии, по-видимому, нескольких внутренних и внешних факторов, одновременно сказывающихся на его формировании. В зависимости от систематического положения и жизненной формы растения и от того, какую группу признаков мы рассматриваем, проявляется та или иная сторона морфогенеза. Так, исследуя анатомические признаки листьев срединной формации у генеративных побегов травянистых растений с терминальным соцветием, Заленский (1904) обнаружил увеличение ксероморфности листьев от основания к верхушке побега, а Кренке (1940) на основе изучения морфологии вегетативных побегов древесных двудольных растений сформулировал свою теорию циклического старения и омоложения растений.

В заключение отметим следующее. Каждый коэффициент корреляции в анализируемой матрице был определен по 9 парам наблюдений. Достоверными для такой выборки являются коэффициенты $|r| \geqslant 0.665$ ($P_0 < < 0.05$). Среднее же значение коэффициентов ($\overline{|r|} = 0.368$) ниже этого порога. Отсюда следует, что при распространении результатов, полученных для конкретного модельного побега, на популяцию побегов статистически достоверных коэффициентов имеется немного. Если бы листья годичного побега представляли собой случайную выборку, то связи между признаками, показавшиеся странными, можно было бы объяснить случайностями варьирования малой выборки. Годичный побег, однако, является совсем не случайной выборкой, а весьма детерминированной системой. В связи с этим мы считаем, что надежность выводов достаточно высока, она значительно превосходит статистические показатели достоверности.

Мы сопоставили данные обработки нескольких побегов, собранных с деревьев разного возраста и местонахождения. Несмотря на некоторые индивидуальные особенности, корреляционная и факторная структура признаков у них оказалась весьма сходной и плеяды имеют общую основу. Характер изменения строения их листьев обнаруживает те же закономерности, что и у модельного побега. Более подробный анализ их сходства и различия не является задачей данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. (1979). Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Строение метамера и изменчивость его признаков у закончившего рост побега. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. (1980). Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Изменение строения метамеров в зависимости от их положения на побеге. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Васильев Б. Р., Гольцова Н. И., Колодяжный С. Ф. (1980). Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Связь между морфологическими признаками метамеров закончившего рост побега. Бот. ж., 65, 3. — Васильев Б. Р., Дариев А. С., Колодяжный С. Ф. (1980). О корреляциях между признаками строения листьев у видов трибы *Hibisceae* (*Malvaceae*). Бот. ж., 65, 9. — Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. инст., 4. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз. — Сидибе К., Васильев Б. Р. (1977). Анатомическое строение листа древесных растений тропического дождевого леса Гвинеи. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9.

Ленинградский государственный
университет.

Получено 30 VIII 1979.

SUMMARY

Correlations of leaf anatomical characters of the defined annual vegetative shoot in *Liriodendron tulipifera* were studied by the factor analysis method. Four factor pleiads were analysed and biologically interpreted. Correlation of anatomical characters is 1.5 times less than that of morphological ones. The regularity of the change in the leaf structure was studied on the model shoot of *L. tulipifera*. The results obtained were compared with N. P. Krenke's theory and V. R. Zalensky's law.

УДК 581.3 : 582.572.2

С. А. Резникова, М. Т. М. Виллемсе

ФОРМИРОВАНИЕ СПОРОПОЛЛЕНИНСОДЕРЖАЩИХ СТРУКТУР В ПЫЛЬНИКАХ ЛИЛИИ

S. A. REZNICKOVA, M. T. M. WILLEMSE. THE FORMATION OF SPOROPOLLENIN-CONTAINING STRUCTURES IN THE ANTHER OF *LILIUM*

Методами просвечивающей и сканирующей электронной микроскопии исследовано формирование наружной оболочки пыльцевого зерна — экзины — и спорополленинсодержащих структур тапетума в пыльниках лилии сорта Enchantment. Показано, что спорополленин постоянно добавляется к наружной поверхности подстилающего слоя экзины (нэкзине) в виде сгустков фибриллярного вещества, глобул или мембраноподобных ламелл. Этот процесс является одним из механизмов увеличения поверхности нэкзины в связи с ростом объема микроспоры и пыльцевого зерна. Клетки тапетума формируют орбикулы, тапетальную и перитапетальную пленки, составляющие комплексную мембрану, выстилающую гнездо пыльника ко времени цветения.

На основных этапах формирования спорополленинсодержащих структур экзины и тапетума выявлен параллелизм, выражающийся в одновременном появлении у них одинаковых форм отложения спорополленина и в одинаковой интенсивности этого процесса, что указывает на идентичность предшественника и условий его полимеризации.

Спорополленин является основным компонентом наружной оболочки (экзины) пыльцевых зерен высших растений, а также обнаружен в составе оболочек спор папоротникообразных, грибов и водорослей. Это название относится к группе веществ сложной полимерной природы, характеризующихся высокой устойчивостью к действию физических и химических факторов, в том числе к ацетолизу. Эти свойства обеспечили высокую сохранность оболочек пыльцевых зерен ископаемых растений, что позволило широко использовать их в целях систематики (Brooks, 1971).

Помимо оболочки пыльцевых зерен, спорополленин входит в состав некоторых структур, формируемых клетками тапетума пыльника — орбикул, тапетальной и перитапетальной пленок. Орбикулы — глобулярные структуры размером в несколько микрометров — являются наиболее общим признаком пыльников, имеющих секреторный тапетум, и обнаружены у многих видов растений, относящихся к различным систематическим группам (Heslop-Harrison, 1963; Heslop-Harrison, Dickinson, 1969; Dickinson, Bell, 1972; Echlin, Godwin, 1968; Christensen et al., 1972; Романов, Грабовская, 1973).

Развитие пленок, ограничивающих гнездо пыльника, было описано для растений, имеющих как амебоидный, так и секреторный типы тапетума. Существует мнение, что у растений с амебоидным типом тапетума пленка формируется на внешней стороне тапетальных клеток, обращенной к эндотецию, а у растений с секреторным типом тапетума — на его внутренней, локулярной поверхности (Gupta, Nanda, 1972). Вместе с тем пленка, располагающаяся на внешней стороне тапетальной клетки (перитапетальная мембрана), была описана у *Pinus banksiana*, имеющей секреторный тапетум (Dickinson, 1970). Одновременное присутствие наружной и внутренней пленок, окружающих тапетальную клетку со всех сторон, описано у представителей семейств *Gramineae* (Banerjee, 1967; Огородникова, 1976) и *Solanaceae* (Огородникова, 1976).

Вопрос о функциональной роли спорополленинсодержащих структур, формируемых тапетумом, до настоящего времени не решен. Наиболее распространенным является мнение, что тапетальная пленка формирует мешок, в котором культивируются микроспоры. При этом у видов с амебоидным тапетумом в этот мешок заключены пыльцевые зерна вместе с тапетумом. Предполагается, что он является непроницаемым и служит для предотвращения потерь питательных веществ, необходимых для развития пыльцевых зерен (Heslop-Harrison, 1969).

Было показано, что внутренняя тапетальная пленка служит для прикрепления орбикул (Banerjee, 1967). Роль же самих орбикул также не совсем ясна. Большинство авторов принимают точку зрения, высказанную J. Heslop-Harrison (1969), что орбикулы формируют несмачиваемую поверхность и способствуют легкому отделению пыльцевых зерен от внутренней поверхности пыльников при созревании. Другие исследователи (Dickinson, Bell, 1972) не приписывают орбикулам никакой функции, считая их побочным продуктом развития перитапетальной мембраны. И. Д. Романов и С. Р. Грабовская (1973) показали, что у исследованных ими видов злаков орбикулы служат для прикрепления пыльцевых зерен к стенке пыльника. Высказывались соображения о том, что орбикулы являются временным депо спорополленина, участвующего в построении экзины пыльцевых зерен (Миляева, 1966; Banerjee, Barghoorn, 1971).

Для понимания особенностей формирования и функций спорополленинсодержащих структур в пыльниках высших растений необходимо изучить непосредственных предшественников спорополленина и механизмы их полимеризации. Проведенные до настоящего времени исследования химического состава и путей биосинтеза спорополленина (Brooks, Shaw, 1971; Atkinson et al., 1972) не дают однозначного ответа на эти вопросы. Было показано, что спорополленин, полученный из разных источников (Brooks, Shaw, 1971), а также откладывающийся на разных этапах формирования оболочки пыльцевого зерна и орбикул (Faegri, 1956; Dickinson, 1970, 1976), может обладать различными свойствами.

В настоящее время принято, что предшественники спорополленина могут продуцироваться как цитоплазмой споры, так и цитоплазмой тапетума. Однако полимеризация его происходит всегда экстрацеллюлярно. Было показано, что наиболее распространенным способом отложения спорополленина является его конденсация на мембраноподобных ламеллах, образование которых связывали с плазмалеммой (Rowley, Southworth, 1967), элементами эндоплазматического ретикулума (Dickinson, Heslop-Harrison, 1971) или пузырьками (Rowley, Dunbar, 1967; Dickinson, 1971). Возможны и другие способы отложения спорополленина без участия мембраноподобных ламелл (Christensen et al., 1972; Rowley, 1973; Dickinson, 1976). Спорополленин может откладываться также на липоидном слое или поверх уже отложенного полимера. Во многих случаях отложение спорополленина сопровождается появлением электроннопрозрачного слоя шириной около 10 нм, роль которого пока не ясна (Dickinson, 1976). Оценка и обобщение исследований, посвященных формированию оболочки пыльцевых зерен и других спорополленинсодержащих структур пыльников (см. обзоры Heslop-Harrison, 1971; Echlin, 1971; Dickinson, 1976), показывают, что вопрос о предшественниках спорополленина и способах его отложения, в равной мере как и вопрос о распространении и роли самих морфологических структур, требуют дальнейшего изучения.

В настоящей работе с помощью просвечивающей и сканирующей электронной микроскопии детально прослежено формирование всех типов спорополленинсодержащих структур в пыльниках лилии, в том числе не описанных ранее для этого растения перитапетальной и тапетальной пленок, образующих вместе с орбикулами сложную мембрану, выстилающую гнездо пыльника ко времени раскрытия цветка. При исследовании формирования экзины особое внимание было обращено на поздние постмитотические этапы отложения спорополленина, также не изученные предыдущими авторами.

Объект и методика исследования

Пыльники лилии сорта Enchantment были получены от растений, выращивавшихся в теплице. Стадия микроспорогенеза устанавливалась на ацетокарминовых препаратах. Поперечные срезы пыльников толщиной 1—1.5 мм получали под поверхностью фиксатора. Материал фиксировали в 2.5%-м растворе глутаральдегида в 0.03 *M* фосфатном буфере (pH 6.6) с добавлением 0.01 *M* сахарозы при 4° C в течение 6 ч и постфиксировали в 2%-м OsO_4 при 4° C в течение 1 ч. Затем материал контарстировали 1%-м раствором уранилацетата в 70%-м этаноле в ходе обезвоживания, после чего переносили в окись пропилена и заключали в эпон. Срезы получали на ультрамикротоме LKB-III, окрашивали цитратом свинца (Reynolds, 1963) и исследовали под микроскопом Philips-301 при напряжении 60 кВ.

Для сканирующей электронной микроскопии пыльники фиксировали смесью этанола с уксусной кислотой (3 : 1) в течение 6 ч. Образцы обезвоживали в этаноле и проводили в ацетат. После высушивания в токе CO_2 образцы напыляли слоем золота и исследовали на микроскопе Jeol U3 при 25 кВ.

Результаты исследования

Формирование стенки пыльцевого зерна в посттетрадный период. Экзина молодых микроспор вскоре после их освобождения от каллозной оболочки тетрад состоит из бакул и сравнительно тонкого слоя нэкзины. Экзина выглядит ячеистой, электронноплотной. У основания нэкзины видны мембраноподобные ламеллы, имеющие электроннопрозрачный слой толщиной около 7—8 нм, покрытый с обеих сторон электронноплотным веществом, по-видимому, спорополленином. Ламеллы образуются у плазмалеммы. Иногда можно наблюдать контакт одного конца ламеллы с плазмалеммой. В месте образования ламеллы в периферийной цитоплазме микроспоры часто присутствуют цистерны гладкого эндоплазматического ретикулума. Полимеризация спорополленина на ламеллах осуществляется в слое тонкофибриллярного вещества, частично заполняющего пространство между нэкзиной и плазмалеммой. Нэкзина пронизана каналами шириной 10—20 нм, которые заполнены веществом меньшей электронной плотности, чем материал самой нэкзины. На ее наружной поверхности также имеется слой тонкофибриллярного вещества. В этом слое между бакулами расположены электронноплотные глобулы диаметром до 0.10—0.15 мкм, состоящие, очевидно, из спорополленина (рис. 1, *1* — см. вклейку).

В начале стадии вакуолизированных микроспор увеличиваются все элементы экзины. Материал экзины становится компактным и менее электронноплотным. У основания нэкзины мембраноподобные ламеллы обильнее покрыты спорополленином. Увеличивается концентрация тонкофибриллярного вещества в пространстве между плазмалеммой и нэкзиной, а также на наружной поверхности нэкзины. Диаметр электронноплотных глобул возрастает до 0.25 мкм. В контакте с глобулами и непосредственно с наружной поверхностью нэкзины в слое фибриллярного вещества видны мембраноподобные ламеллы (рис. 1, *2*).

В конце стадии вакуолизированных микроспор у основания нэкзины обнаруживается внутренняя оболочка — интина; она имеет неспорополлениновую природу и на ранних этапах формирования, по-видимому, не препятствует прохождению через нее мембраноподобных ламелл, покрытых спорополленином, добавляющихся к нэкзине с внутренней стороны. На наружной поверхности нэкзины фибриллярное вещество располагается на этой стадии в виде более плотного слоя. В этом слое имеются пузырьки — круглые и удлиненные. Мембраноподобные ламеллы хорошо заметны в контакте с глобулами спорополленина.

На стадии поздней интерфазы микроспор каналы в нэкзине более открыты, интина более компактна. Помимо слоя фибриллярного вещества, около наружной поверхности нэкзины можно видеть сгустки, состоящие, очевидно, из такого же вещества (рис. 1, *3*).

Следующие этапы развития стенки пыльцевого зерна связаны с участием липидно-каротиноидного комплекса — полленкита. Липиды и каротиноиды накапливаются в клетках тапетума в ходе постмейотического развития микроспор. Во время деструкции тапетума на стадии поздней интерфазы микроспор происходит слияние липидных капель с каротиноидными пигментами, освобождающимися при разрушении оболочек пластид. Продуктом этого слияния является полленкит, который частично подвергается расщеплению, по-видимому, ферментативному, на месте, а частично перемещается к поверхности пыльцевых зерен, где располагается в основном между бакулами экзины (Heslop-Harrison, 1968a, b; Dickinson, 1973; Reznickova, 1978).

В местах контакта полленкита с нэкзиной в нем возникают каналообразные структуры, а также обнаруживаются пузырьки и мембраноподобные ламеллы (рис. 1, *4*). Мембраноподобные ламеллы, обильно покрытые спорополленином, добавляются к нэкзине с наружной стороны. Размер их значительно больше, чем на предыдущих стадиях. Иногда они выглядят разветвленными (рис. 1, *5*). Все пространство между нэкзиной и полленкитом заполнено фибриллярным веществом, в котором имеются электронноплотные сгустки. В нэкзине есть каналы (рис. 1, *4*).

На стадии линзовидной генеративной клетки ламеллы, покрытые спорополленином, продолжают добавляться к наружной поверхности нэкзины. Каналы закрыты. Интина приобретает трехслойное строение.

Накануне раскрытия цветка каналы в нэкзине закрыты. В слое фибриллярного вещества на наружной поверхности нэкзины имеются более плотные сгустки и нити, очевидно представляющие собой продукты конденсации этого вещества. Полленкит в большой степени разрушен изнутри. Пузырьки и мембраноподобные ламеллы под ним отсутствуют (рис. 1, *6*).

Исследование наружной поверхности микроспор и пыльцевых зерен с помощью сканирующего микроскопа показало, что основные морфологические особенности экзины определены уже на стадии молодых микроспор (рис. 2, *1* — см. вклейку). Экзина пыльцевых зерен лилии относится к бакульному типу. Головки бакул образуют относительно правильные шестиугольники. Более крупные (основные) головки (около 2.2—2.8 мкм в диам.) расположены в углах шестиугольников. Каждая сторона шестиугольника может включать одну или две промежуточные головки меньшего диаметра (около 0.7—1.1 мкм). Иногда промежуточные головки отсутствуют. Все головки соединены между собой слоем вещества, имеющего на микрографиях более темную окраску. Форма основных и промежуточных головок, число последних и расстояние между головками не остаются постоянными в ходе развития микроспор и пыльцевых зерен. Так, после массивного отложения спорополленина на стадии молодых и вакуолизированных микроспор экзина выглядит значительно более компактной, чем экзина микроспор, только что освободившихся от каллозной оболочки тетрад. Головки бакул округлены, а расстояния между ними минимальны в результате увеличения ранее существовавших промежуточных головок и появления новых (рис. 2, *1*, *2*). На постмитотических этапах развития пыльцевого зерна расстояние между головками снова увеличивается, головки становятся более плоскими и рассеченными. Площадь многоугольников, образуемых головками бакул, увеличивается, а форма многоугольников становится менее правильной (рис. 2, *3*). Экзина зрелого пыльцевого зерна выглядит более компактной за счет округления головок (рис. 2, *4*). На поверхности нэкзины можно обнаружить глобулы спорополленина в контакте с мембраноподобными ламеллами. Количество этих образований особенно велико на постмитотических этапах развития пыльцевого зерна (рис. 2, *3*).

Формирование орбикул. Проорбикулярные тела представляют собой, по-видимому, липидные капли, имеющие диаметр 0.3—0.9 мкм, и обнаруживаются в гнезде пыльника у плазмалеммы тапетума на стадии диад (рис. 3, *1* — см. вклейку). К этому времени первичная оболочка тапетальных клеток со стороны гнезда уже разрушена и их цитоплазма принимает здесь пенистый вид. Как только проорбикулярное тело выделилось за пределы тапетальной клетки, на нем начинает конденсироваться тонкофибриллярный электронноплотный материал, находящийся в гнезде недалеко от ее поверхности. Такой же материал обнаруживается в секретируемых пузырьках, имеющих диаметр 0.2—0.4 мкм (рис. 3, *2*).

На стадии молодых микроспор проорбикулярные тела окружены слоем электронноплотного вещества (спорополленина), составляющего примерно $^1/_3$—$^1/_2$ часть их диаметра. Сердцевина гомогенна и имеет среднюю электронную плотность, а спорополленин представлен материалом большей электронной плотности, имеющим ячеистое строение (рис. 3, *3*) и очень сходным с материалом экзины на этой же стадии. Совершенно меняется вид орбикул в начале стадии вакуолизированных микроспор. При сохранении примерно постоянного диаметра сердцевины толщина слоя спорополленина становится равной диаметру сердцевины или даже превышает. Спорополленин приобретает гомогенную структуру (рис. 3, *4*).

Процесс отложения спорополленина на орбикулах продолжается на стадии вакуолизированных микроспор, и к концу этой стадии размер слоя спорополленина превышает диаметр сердцевины в отдельных случаях более чем в 1.5 раза. Орбикулы приобретают сложную форму и часто сливаются. В это же время глобулы, имеющие такую же электронную плотность, как и спорополленин, обнаруживаются в контакте с мембраноподобными ламеллами в инвагинациях, формируемых плазмалеммой тапетума (рис. 3, *4*). В ряде случаев прослежены непосредственные контакты мембраноподобных ламелл с плазмалеммой. Глобулы спорополленина, по-видимому, добавляются к орбикулам, о чем свидетельствуют увеличение их размеров и усложнение формы.

На стадии поздней интерфазы микроспор отложение спорополленина на орбикулах происходит в виде сгустков и лент фибриллярного материала (рис. 3, *5*). Этот процесс совпадает по времени с деструкцией липидно-каротиноидного комплекса — полленкита. В зоне распада полленкита видны округлые и удлиненные пузырьки, а также сгустки и ленты, состоящие из электронноплотного, тонкофибриллярного материала.

Дальнейшее увеличение диаметра орбикул и усложнение их формы позволяют считать, что отложение спорополленина на них продолжается на постмитотических этапах развития пыльника. В этот период в зоне орбикул снова обнаруживаются глобулы различной формы, связанные с мембраноподобными ламеллами (рис. 3, *6*). Сердцевина орбикул остается заметной до последних этапов формирования пыльника, а глубина отложения спорополленина варьирует от величины, равной диаметру сердцевины, до величины, вдвое превышающей ее. Орбикулы зрелого пыльника имеют сложную форму.

Форма и размер орбикул на разных стадиях развития пыльника были сопоставлены с помощью сканирующего электронного микроскопа. С самых ранних этапов орбикулы выглядят как сложные тела, состоящие из большого числа мелких глобул. На постмитотических стадиях развития пыльника форма орбикул усложняется. Диаметр орбикул значительно возрастает (в 2.5 раза) от стадии молодых микроспор к началу стадии вакуолизированных микроспор. На постмитотических этапах наряду с крупными орбикулами обнаруживаются более мелкие (рис. 2, *5*).

Формирование тапетальной пленки. Помимо орбикул, на внутренней, локулярной поверхности тепетума формируется сетчатая пленка, к которой прикреплены орбикулы. Отложение тапетальной пленки происходит у основания орбикул непосредственно около плазмалеммы. На стадии молодых микроспор тапетальная пленка представлена тонким слоем фибриллярного вещества с регулярно расположенными в нем более электронноплотными включениями, представляющими собой, по-видимому, сгустки этого вещества. На стадии вакуолизированных микроспор к этому слою добавляются глобулы спорополленина, образующиеся в инвагинациях плазмалеммы тапетума (рис. 3, *4*).

В конце стадии вакуолизированных микроспор, когда содержимое клеток тапетума подвергается автолизу, плазмалемма все еще остается интактной. Тапетальная пленка представлена фибриллярным слоем, в котором более крупные электронноплотные включения расположены с большей частотой, чем ранее. За ними располагаются глобулы спорополленина (рис. 4, *1* — см. вклейку). На стадии поздней интерфазы микроспор в ходе мобилизации липидно-каротиноидного комплекса к тапетальной пленке добавляются ленты, состоящие из электронноплотного фибриллярного вещества (рис. 3, *5*; 4, *2*). С помощью сканирующего микроскопа у основания орбикул прослеживаются связывающие их фибриллы, которые являются, по-видимому, элементами тапетальной пленки (рис. 2, *6*).

Формирование перитапетальной пленки. Отложение липидного компонента перитапетальной пленки можно обнаружить на стадии диад. Он имеет среднюю электронную плотность и откладывается в виде непрерывного слоя у наружной стенки тапетальной клетки. Между плазмалеммой и этим слоем имеется пространство, в котором обнаруживаются мелкие пузырьки (около 50 нм в диаметре). Пузырьки окружены одной мембраной и содержат электронноплотный материал. Слой электронноплотного вещества конденсируется около липидного слоя со стороны плазмалеммы.

На стадии молодых микроспор поверх липидного слоя откладывается в виде глобул электронноплотный материал, по-видимому, спорополленин (рис. 4, *3*). На стадии вакуолизированных микроспор у основания спорополленинового компонента перитапетальной пленки хорошо заметен электроннопрозрачный слой (рис. 4, *4*). В конце стадии вакуолизированных микроспор отложение спорополленина на перитапетальной пленке сопровождается появлением сгустков электронноплотного вещества. Перитапетальная пленка сохраняется до последних этапов развития пыльника.

Прочие спорополленинсодержащие структуры, образуемые тапетальными клетками. Отложение спорополленина осуществляется также в каналообразных расширениях, формируемых в тапетальной цитоплазме эндоплазматическим ретикулумом, и между радиальными стенками тапетальных клеток. На стадии молодых микроспор в тапетальных клетках сильно развит агранулярный эндоплазматический ретикулум. Наряду с многочисленными цистернами эндоплазматический ретикулум формирует каналообразные расширения; в них обнаруживаются округлые тела диаметром 0.12—0.18 мкм, имеющие такую же электронную плотность, как и спорополленин (рис. 4, *5*). В конце стадии вакуолизированных микроспор, с началом деструктивных изменений в клетках тапетума происходит интенсивное отложение спорополленина между радиальными стенками тапетальных клеток. Синтез спорополленина идет с участием мембраноподобных ламелл.

Еще более интенсивно происходит отложение спорополленина в клетках разрушающегося тапетума на стадии поздней интерфазы микроспор. Спорополлениновые образования представлены округлыми глобулами и лентами. На постмитотических стадиях развития пыльцевых зерен здесь формируется большое количество глобул около 0.2—0.5 мкм в диаметре.

Все виды глобул часто сливаются друг с другом, образуя сложные тела. По форме и величине эти тела напоминают орбикулы, но отличаются отсутствием сердцевины. Поскольку цитоплазма клеток тапетума к этому времени уже полностью разрушена, спорополлениновые глобулы, синтезированные между радиальными стенками и в каналообразных расширениях, формируемых эндоплазматическим ретикулумом, и орбикулы сближаются друг с другом. На последних этапах развития пыльника спорополленин полимеризуется около его стенки в контакте с остатками полленкита, образуя многочисленные мелкие электронноплотные глобулы. К моменту раскрытия пыльника поверхность гнезда покрыта двумя пленками — перитапетальной и тапетальной с прикрепленными к ней орбикулами. Между этими пленками спрессованы глобулы спорополленина и остатки полленкита (рис. 4, *6*).

Обсуждение результатов

Сопоставление морфологических особенностей подстилающего слоя экзины — нэкзины — на разных этапах микроспоро- и гаметогенеза позволяет предположить, что увеличение поверхности этого слоя, обусловленное постоянным увеличением объема микроспор и пыльцевых зерен (Резникова, 1975), может быть связано не только с его пластичностью (Larson, Lewis, 1963; Banerjee et al., 1965), но также с возникновением в нем разрывов (каналов) и их последующим заполнением вновь синтезированным спорополленином.

Отложение спорополленина на внутренней стороне нэкзины (формирование нэкзины 2) описано для пыльников *Lilium longiflorum* (Dickinson, Heslop-Harrison, 1971). У *L. hybridum* сорта Enchantment, так же как у *L. longiflorum*, спорополленин откладывается здесь наиболее активно на стадии молодых и вакуолизированных микроспор. Процессы, происходящие после освобождения микроспор из тетрад на наружной поверхности нэкзины, не описаны ранее. Нами показано, что добавление спорополленина к нэкзине в виде сгустков тонкофибриллярного вещества, глобул или посредством мембраноподобных ламелл осуществляется здесь постоянно, вплоть до цветения. Отложение спорополленина с внутренней и внешней сторон нэкзины может, по-видимому, рассматриваться как механизм согласованного роста оболочки пыльцевого зерна с ростом клетки.

Постмитотические этапы формирования экзины описаны для лилии впервые. Отложение спорополленина на экзине в этот период способствует стабилизации структуры стенки пыльцевого зерна после изменений, вызванных увеличением его объема.

На наружной поверхности нэкзины отложение спорополленина на постмитотических этапах осуществляется путем добавления мембраноподобных ламелл и происходит в непосредственном контакте с полленкитом. Авторы, описавшие образование полленкита в клетках тапетума и последующее перемещение его к поверхности пыльцевых зерен (Heslop-Harrison, 1968a, b; Dickinson, 1973), ограничивали его роль способностью цементировать пыльцу. Считалось, что ко времени отложения полленкита формирование всех элементов экзины закончено (Heslop-Harrison, 1968a, b), что не позволяло рассматривать его как возможный источник предшественников спорополленина. Результаты настоящего исследования позволяют предположить, что на наружной поверхности нэкзины происходит ферментативное расщепление липидно-каротиноидного комплекса. При этом освобождаются предшественники спорополленина, полимеризующиеся на мембраноподобных ламеллах, а также в виде сгустков и нитей фибриллярного вещества.

Как показали исследования, мембрана, покрывающая гнездо пыльника лилии сорта Enchantment, перед его раскрытием имеет комплексное строение. Она состоит из перитапетальной и тапетальной пленок. К последней прикреплены орбикулы. Между этими пленками спрессованы остатки полленкита вместе с округлыми и неправильной формы глобулами спорополленина. Ни перитапетальная, ни тапетальная пленки не были обнаружены у лилии ранее.

Перитапетальная пленка в пыльнике лилии состоит из тех же компонентов и строится в такой же последовательности, что и у сосны (Dickinson, 1970).

Основным компонентом тапетальной пленки является сеть, образуемая фибриллами электронноплотного вещества, по-видимому, спорополленина, и выявляющаяся уже на ранних постмейотических этапах развития пыльника. Эта сеть укрепляется и дополняется сначала глобулами спорополленина, синтезированными на мембраноподобных ламеллах, а затем лентами, образующимися при деструкции полленкита. Тапетальная пленка является, очевидно, пористой и не препятствует прохождению через нее полленкита.

Первые этапы построения орбикул в пыльниках исследуемой лилии аналогичны описанным для других видов лилии (Heslop-Harrison, Dickinson, 1969). Это — конденсация фибриллярного материала вокруг проорбикулярных тел на стадии молодых микроспор и массивное отложение спорополленина на стадии вакуолизированных микроспор. Спорополленин ранних орбикул рыхлый, электронноплотный. При усилении отложения спорополленина на стадии вакуолизированных микроспор орбикулы становятся менее электронноплотными. Нами показано, что отложение спорополленина на орбикулах в этот период происходит в виде глобул, образующихся в инвагинациях плазмалеммы тапетума в контакте с мембраноподобными ламеллами.

В дополнение к указанным выше этапам выявлено отложение спорополленина на орбикулах в виде лент и сгустков фибриллярного материала на стадии поздней интерфазы микроспор, а также в виде глобул на постмитотических этапах развития пыльника. Кроме того, в настоящем исследовании показано, что построение орбикул может происходить без участия проорбикул, путем слияния глобул, формирующихся в инвагинациях плазмалеммы тапетума, в каналообразных расширениях эндоплазматического ретикулума и в непосредственном контакте с остатками полленкита после дезинтеграции цитоплазмы тапетальных клеток.

Метод сканирующей электронной микроскопии позволил выявить не только значительные изменения в размерах орбикул (увеличение их на ранних этапах развития пыльника, появление дополнительных мелких орбикул на поздних этапах), но также особенности их пространственной структуры. Орбикулы являются округлыми образованиями, построенными из глобул, формируемых тапетальными клетками на разных этапах развития пыльника.

Существенный вклад в построение комплексной мембраны и дополнительных орбикул вносят глобулы, образующиеся между радиальными стенками тапетальных клеток и в каналообразных структурах, формируемых эндоплазматическим ретикулумом. В пыльнике *Allium* было показано наличие в каналах эндоплазматического ретикулума проорбикулярных тел и глобул спорополленина, которые, по мнению авторов, переносятся по этим каналам в гнездо пыльника, где откладываются на орбикулах (Risueño et al., 1969).

Сеть, состоящая из образований, по окрашиваемости относящихся к спорополленину, обнаружена в цитоплазме тапетальных клеток *Beta vulgaris* и *Secale cereale* при исследовании срезов ацетолизованных пыльников (Голубева и др., 1977). В данном случае речь может идти также о спорополленине, синтезированном в каналах эндоплазматического ретикулума. Авторы описали присутствие подобного же образования в цитоплазме микроспор. Аналогичные данные получены ранее для микроспор *Berberis vulgaris* (Gabara, 1974). Таким образом, эндоплазматический ретикулум является, по-видимому, местом образования и внутриклеточного транспорта предшественников спорополленина. При определенных условиях предшественники могут полимеризоваться прямо в расширениях эндоплазматического ретикулума.

Исследования показали, что существует определенный параллелизм при формировании спорополленинсодержащих структур в пыльнике лилии, выражающийся в одновременном появлении одинаковых форм отложения спорополленина и одинаковой интенсивности этого процесса. Так, на стадии молодых микроспор спорополленин экзины и орбикул имеет сходные структуру и электронную плотность. На наружной поверхности спор и тапетальных клеток имеется слой фибриллярного материала, в котором обнаруживаются более электронноплотные сгустки.

На стадии вакуолизированных микроспор происходит значительное отложение спорополленина как на орбикулах, так и на экзине. Спорополленин становится менее электронноплотным. Отложение спорополленина в виде глобул с участием мембраноподобных ламелл идет одновременно на поверхности споры и в инвагинациях плазмалеммы тапетума. После дезинтеграции тапетума отложение спорополленина на экзине, орбикулах и тапетальной пленке происходит в форме сгустков и лент электронноплотного вещества. Этот период формирования спорополленинсодержащих структур связан с мобилизацией компонентов полленкита и продолжается до последних этапов развития пыльника. Такой параллелизм обнаружен и у других растений (Christensen et al., 1972; Dickinson, 1976) и может быть обусловлен идентичностью предшественников или условий их полимеризации. Вопрос о возможных источниках непосредственных предшественников спорополленина на разных этапах развития пыльника будет рассмотрен нами в другой статье.

Полимеризация спорополленина в пыльниках изученного нами вида рода *Lilium* может осуществляться как с участием мембраноподобных ламелл, так и вне связи с какими-либо структурами — в виде лент и сгустков фибриллярного материала. Характерной чертой мембраноподобных ламелл является электроннопрозрачный слой шириной 6—7 нм. Этот слой с обеих сторон покрывается электронноплотным материалом, после чего ламелла добавляется к ранее синтезированному спорополленину. Такой способ отложения спорополленина обнаружен при формировании нэкзины у некоторых растений (Rowley, Southworth, 1967; Godwin et al., 1967), а также при формировании всех элементов экзины у лилии (Dickinson, Heslop-Harrison, 1968).

На нашем материале показано, что мембраноподобные ламеллы участвуют также в образовании спорополлениновых глобул, формируемых на наружной поверхности нэкзины и в инвагинациях плазмалеммы тапетума. В отдельных случаях удается проследить связь мембраноподобных ламелл с плазмалеммой и пузырьками, что может указывать на их происхождение от этих структур. Иногда мембраноподобные ламеллы возникают в слое электронноплотного фибриллярного вещества вне связи с какими-либо структурами. В этом случае, возможно, они представляют собой бимолекулярные слои, формирующиеся в результате прямого контакта полярных липидов с водным содержимым гнезда пыльника.

По-видимому, форма отложения спорополленина в большой степени зависит от концентрации предшественника. Высокая концентрация может приводить к автополимеризации. Различные формы отложения спорополленина, зависящие от особенностей и концентрации предшественников, могут встречаться в пыльниках разных растений, а также в пыльниках одного растения на разных этапах микроспоро- и гаметогенеза, обусловливая особенности химического состава и морфологии формирующихся спорополленинсодержащих структур.

ЛИТЕРАТУРА

Голубева Е. А., Огородникова В. Ф., Орел Л. И. (1977). Спорополленин тапетальных клеток свеклы и ржи. Тр. прикл. бот., ген. сел., 60, 2. — Миляева Э. Л. (1966). Электронномикроскопическое изучение процесса формирования экзины в микроспорах *Citrus sinensis*. ДАН СССР, 168, 2. — Огородникова В. Ф. (1976). Ультраструктура тапетальных пленок пыльников некоторых культурных растений. Тр. прикл. бот., ген. сел., 58, 1. — Резникова С. А. (1975). Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе (на примере *Lilium candidum* L.). Автореф. докт. дис. ГБС АН СССР, М. — Романов И. Д., Грабовская С. Р. (1973). Механизм прикрепления пыльцевых зерен к стенке гнезд пыльников. Тр. прикл. бот., ген. сел., 50, 1. — Atkinson A. W., Gunning B. E. S., John P. C. L. (1972). Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae: ultrastructure, chemistry and incorporation of ^{14}C-acetate, studied in synchronous cultures. Planta (Berl.), 107, 1. — Banerjee U. C. (1967). Ultrastructure of the tapetal membrane of grasses. Grana Palynol., 7, 2—3. — Banerjee U. C., Barghoorn E. S. (1971). The tapetal membranes in grasses and Ubisch body control of mature exine pattern. In: Pollen: development and physiology. London. — Banerjee U. C., Rowley I. R., Alessio M. L. (1965). Exine plasticity during pollen grain maturation. J. Palynol., 1. — Brooks J. (1971). Some chemical and geochemical studies on sporopollenin. In: Sporopollenin. London. — Brooks J., Shaw G. (1971). Recent development in the chemistry, biochemistry, geochemistry and post-tetral ontogeny of sporopollenins derived from pollen and spore exines. In: Pollen: development and physiology. London. — Christensen J. E., Horner H. T., Lersten N. R. (1972). Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (*Gramineae*). Amer. J. Bot., 59, 1. — Dickinson H. G. (1970). The fine structure of a peritapetal membrane investing the microsporangium of *Pinus banksiana*. New Phytol., 69, 4. — Dickinson H. G. (1971). The role played sporopollenin in the development of pollen in *Pinus banksiana*. In: Sporopollenin. London. — Dickinson H. G. (1973). The role of plastids in the formation of pollen grain coatings. Cytobios, 8. — Dickinson H. G. (1976). The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen. Pollen et Spores, 18, 3. — Dickinson H. G., Bell P. R. (1972). The role of the tapetum in the formation of sporopollenin-containing structures during microsporogenesis in *Pinus banksiana*. Planta, (Berl.), 107, 3. — Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. (1968). Common mode of deposition for the sporopollenin of sexine and nexine. Nature, 220, 5170. — Dickinson H. G., Heslop-Harrison J. (1971). The mode of growth of the inner layer of the pollen-grain exine in *Lilium*. Cytobios, 4. — Echlin P. (1971). The role of the tapetum during microsporogenesis of *Angiosperms*. In: Pollen: development and physiology. London. — Echlin P., Godwin H. (1968). The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus* L. I. The development of the tapetum and Ubisch bodies. J. Cell Sci., 3. — Faegri K. (1956). Recent trends in palynology. Bot. Rev., 22, 10. — Gabara B. (1974). A possible role for the endoplasmic reticulum in exine formation. Grana, 14. — Godwin H., Echlin P., Chapman B. (1967). The development of the pollen grain wall in *Ipomoea purpurea* (L.) Roth. Rev. Palaeobotan. Palynol., 3. — Gupta Sh. C., Nanda K. (1972). Occurence and histochemistry ot the anther tapetal membrane. Grana, 12. — Heslop-Harrison J. (1963). Ultrastructural aspects of differentiation in sporogenous tissue. Symp. Soc. Exp. Biol., 17, 2. — Heslop-Harrison J. (1968a). Tapetal origin of pollen-coat substances in *Lilium*. New Phytol., 67, 3. — Heslop-Harrison J. (1968b). Anther carotenoids and the synthesis of sporopollenin. Nature, 220, 5167. — Heslop-Harrison J. (1969). An acetolysis-resistant membrane investing tapetum and sporogenous tissue in the anthers of certain *Compositae*. Canad. J. Bot., 47, 4. — Heslop-Harrison J. (1971). The pollen wall: structure and development. In: Pollen: development and physiology. London. — Heslop-Harrison J., Dickinson H. G. (1969). Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium*. Planta (Berl.), 84, 3. — Larson D. A., Lewis C. W. (1963). Pollen wall development in *Parkinsonia aculeata*. Grana Palynol., 3. — Reynolds E. S. (1963). The use of lead citrate at a high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 1. — Reznickova S. A. (1978). Histochemical study of reserve nutrient substances in anther of *Lilium candidum*. C. R. Acad. Bulg. Sci., 31, 8. — Risueño M. C., Gimenéz-Martin G., López-Sáez J. F., Garcia M. J. R. (1969). Origin and development of sporopollenin bodies. Protoplasma, 67. — Rowley J. R. (1973). Formation of pollen exine bacules and microchannels on a glycocalyx. Grana, 13. — Rowley J. R., Dunbar A. (1967). Sources of membranes for exine formation. Svensk Bot. Tidskr., 61, 1. — Rowley J. R., Southworth D. (1967). Deposition of sporopollenin on lamellae of unit membrane dimensions. Nature, 213, 5070.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт эфиромасличных культур,
Симферополь,
Сельскохозяйственный университет,
Вагенинген, Нидерланды.

Получено 25 IX 1979.

SUMMARY

The formation of the exine as well as sporopollenin-containing structures of the tapetum in the anther of *Lilium* of sort Enchantment has been investigated by means of transmission and scanning electron microscopy. The continuous deposition of sporopollenin in the form of globules, membrane-like lamellae, clusters, and fibrils has been discovered on the outer surface of the nexine during the post-tetrad ontogeny of the pollen grain, which is considered a mechanism of the nexine correction with regard to the cell volume increase. Alongside with the orbicules the tapetum forms the peritapetal and tapetal membranes, which compose the complex membrane investing the loculus by the time of dehiscence. Parallelism in the mode and intensity of sporopollenin deposition on the exine and structures formed by the tapetum is discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 (571.122)

Е. П. Прокопьев

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФЛОРЫ ПОЙМЫ ИРТЫША

E. P. PROKOPIEV. SYSTEMATICAL AND ECOLOGO-BIOLOGICAL STRUCTURE OF THE FLORA OF IRTYSH RIVER FLOOD-PLAIN

На основе многолетних геоботанических исследований выявлен систематический и эколого-биологический состав флоры поймы Иртыша на участке Усть-Каменогорск—устье Иртыша. По ряду показателей проведено сравнение флор отрезков поймы степной, лесостепной, лесной зон, вскрыты основные черты сходства и различия данных флор.

Флора поймы Иртыша — одной из крупнейших рек Западной Сибири — до настоящего времени остается практически неизученной как самостоятельное явление природы. Сведения о местонахождении растений на Иртыше, содержащиеся во «Флоре Западной Сибири» (1927—1964) и во «Флоре Казахстана» (1956—1966), немногочисленны и обычно касаются не конкретно поймы, а долины в целом. Специальные флористические публикации по пойме Иртыша нам неизвестны, а единичные геоботанические работы (Бронзов, 1929; Барышников, 1933; Хржановский, 1949; Тарабаева и др., 1957; Дыдина, 1961; Карамышева, Рачковская, 1973; Прокопьев, 1975, 1976, 1978, и др.) не позволяют составить даже самого приблизительного представления о флоре всей поймы. Именно эти обстоятельства и побудили автора к постановке задачи, означенной в названии данной публикации, в основу которой положены флористические и геоботанические материалы (около 3000 листов гербария и 2500 геоботанических описаний),[1] собранные автором в период с 1969 по 1979 г. на маршрутах, покрывших равномерной сетью пойму от Усть-Каменогорска до устья Иртыша. Кроме того, нами использованы также сведения, содержащиеся в упомянутых флористических сводках и геоботанических источниках.

Пойма Иртыша на всем ее протяжении представляет собой своеобразный, четко обособленный от окружающих территорий ландшафт, и поэтому флора ее несомненно должна проявлять в определенной степени целостность и единство. Вместе с тем значительная широтная протяженность обследованного участка поймы (между 50 и 60° с. ш.), пересекающего степную (С), лесостепную (ЛС) и южную половину лесной (Л) зон Западной Сибири, должна предопределять своеобразие флор различных отрезков поймы. Учитывая данное обстоятельство, мы попытались проанализировать как флору поймы в целом, так и флоры отдельных ее отрезков, расположенных в границах указанных зон.

---

[1] Коллекция сосудистых растений, сфагновых мхов и лишайников обработана автором и проверена старшим научным сотрудником Гербария Томского университета Н. Ф. Вылцан; коллекция зеленых мхов обработана доцентом Томского педагогического института С. В. Гудошниковым.

Известно, что своеобразие всякой флоры проявляется в различных ее чертах и характеризуется разными показателями, среди которых важную роль играют показатели видового богатства, систематической структуры, экологического состава и состава жизненных форм, помогающие решать целый ряд теоретических и практических вопросов.[2]

Всего в пойме Иртыша нами выявлено 742 вида растений: 694 цветковых (из них 539 двудольных и 155 однодольных), 5 голосемянных, 11 сосудистых споровых (из них 7 видов хвощей и 4 вида папоротников), 28 видов мхов и 4 вида напочвенных лишайников. В целом флору поймы Иртыша можно считать, по-видимому, богатой, о чем свидетельствует хотя бы тот факт, что видовое разнообразие флоры сосудистых растений поймы составляет 21% всех видов флоры Западной Сибири, проанализированной в этом плане Л. П. Сергиевской (1968).

Все виды относятся к 100 семействам и 356 родам,[3] из них сосудистых растений 84 семейства и 334 рода, а мхов и лишайников соответственно 14 семейств, 20 родов и 2 семейства, 2 рода. Известно, что соотношения видового, родового и семейственного богатств флоры, выраженные средним числом видов в роде (в/р) и в семействе (в/с), а также средним числом родов в семействе (р/с), являются показателями систематической структуры флоры (Шмидт, 1974). Во флоре поймы Иртыша эти показатели характеризуются невысокими значениями (в/р — 2.1; в/с — 7.4; р/с — 3.6), что говорит об умеренном систематическом многообразии данной флоры.

По богатству видами первые десять мест занимают следующие семейства: *Compositae* (12.3% от общего числа видов в пойме), *Gramineae* (8.8%), *Papilionaceae* (6.0%), *Cruciferae* (5.4%), *Rosaceae* (5.0%), *Cyperaceae* (4.9%), *Ranunculaceae* (3.9%), *Chenopodiaceae* (3.8%), *Caryophyllaceae* (3.4%), *Scrophulariaceae* (3.4%). В сумме они содержат 56.9% видов. Число семейств, представленных более чем десятью видами, равно 16 (16%), более чем пятью видами — 24 (24%), одним видом — 32 (32%). Перечисленные выше семейства (за исключением *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*) входят (вместе с *Umbelliferae* и *Labiatae*) в первую десятку также и по родовому разнообразию, включая 54.5% всех родов.

Из родов наиболее богаты видами *Carex* (3.4%), *Artemisia* (2.2%), *Ranunculus* (2.0%), *Potentilla* (2.0%), *Salix* (1.5%), *Polygonum* (1.2%), *Juncus* (1.1%), *Silene* (1.1%), *Astragalus* (1.1%), *Allium* (1.1%), *Veronica* (1.1%). Число родов, представленных более чем десятью видами, равно 5 (1.4%), более чем пятью видами — 25 (7.0%), одним видом — 111 (31.0%).

Сквозными в пойме Иртыша, т. е. встречающимися во флорах всех трех отрезков поймы, являются 54 семейства (54%), 137 родов (38%) и 199 видов (27%). Среди последних преобладают луговые и лугово-болотные виды, более или менее устойчивые к специфичным экологическим факторам пойменного ландшафта — затоплению полыми водами и аллювиальности: *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Agrostis gigantea* Roth, *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Caltha palustris* L., *Carex acuta* L., *C. praecox* Schreb., *C. vesicaria* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Equisetum arvense* L., *E. fluviatile* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Inula britannica* L., *Juncus atratus* Krock., *Lathyrus palustris* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lythrum salicaria* L., *Mentha austriaca* Jacq., *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz, *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa pratensis* L., *P. palustris* L., *Ranunculus repens* L. и др. Кроме того, к сквозным видам относится ряд хорошо приспособленных к пойменным местообитаниям древесных пород: *Populus nigra* L., *Salix alba* L., *S. cinerea* L., *S. rossica* Nas., *S. triandra* L. и некоторые другие.

---

[2] Вопросы географического анализа и генезиса флоры поймы Иртыша предполагается рассмотреть в особой статье.

[3] Объем и наименование систематических единиц даны по «Флоре Западной Сибири» (1927—1964), «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (1961) и «Определителю лишайников СССР» (1971—1978).

При движении вниз по течению Иртыша наблюдаются изменения систематического состава пойменной флоры. Видовое богатство закономерно уменьшается на отрезках поймы от С зоны к ЛС и далее к Л зоне (табл. 1), что находится в прямой зависимости с уменьшением в этом направлении богатства флор прилегающих к пойме территорий и с уменьшением разнообразия пойменных местообитаний. Закономерно изменяются в указанном направлении также и «пропорции флоры» (табл. 1). При этом показатель «родовой насыщенности» (среднее число видов в роде) изменяется мало, оставаясь во всех случаях небольшой величиной (1.8—1.7) и свидетельствуя о значительном родовом разнообразии флор отрезков поймы, а среднее число родов и в особенности среднее число видов в семействе варьируют в значительных пределах и указывают на специфику систематической структуры данных флор.

ТАБЛИЦА 1

Количественные соотношения систематических единиц во флорах различных отрезков поймы Иртыша

	Количество			Среднее число		
	семейств	родов	видов	видов в роде	видов в семействе	родов в семействе
Степная зона	80	296	550	1.8	6.9	3.7
Лесостепная зона	64	207	378	1.8	6.0	3.2
Лесная зона	81	216	366	1.7	4.5	2.7

Своеобразие флор отрезков поймы обнаруживается также и при анализе их систематических спектров на уровне различных таксонов. При этом, несмотря на интразональный характер пойменных ландшафтов, систематические спектры во флорах разных отрезков поймы Иртыша хорошо отражают зональное положение и зональные особенности данных флор. Особенно это касается общего повидового состава флор отрезков поймы С и Л зон. В спектрах наиболее крупных систематических единиц наблюдается увеличение вниз по течению реки относительного участия голосемянных, сосудистых споровых, а также мхов и лишайников соответственно от 0.2, 1.0, 0.6% во флоре отрезка поймы С зоны до 1.1, 2.4, 8.8% во флоре отрезка Л зоны.

В семейственных, родовых и видовых спектрах флор отдельных отрезков поймы своеобразие систематического состава проявляется прежде всего в наличии в них специфичных семейств, родов и видов (табл. 2), отмеченных во флоре только какого-то одного отрезка поймы и отсутствующих во флорах двух других отрезков. Особенно значительно своеобразие в этом плане флор отрезков поймы С и Л зон.

ТАБЛИЦА 2

Количественные соотношения специфичных семейств, родов и видов во флорах отрезков поймы Иртыша

	Семейства		Роды		Виды	
	число	%	число	%	число	%
Степная зона	12	15	85	29	238	43
Лесостепная зона	—	—	6	2	25	7
Лесная зона	21	26	54	25	122	33

Во флоре отрезка поймы С зоны к специфичным семействам относятся *Amaryllidaceae*, *Ephedraceae*, *Fumariaceae*, *Papaveraceae*, *Santalaceae*, *Orobanchaceae*, *Valerianaceae*, *Salviniaceae*, *Najadaceae*, *Trapaceae*, а также *Aceraceae* и *Parmeliaceae*, а среди специфичных видов явно преобладают степные растения: *Acroptilon repens* (L.) DC., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Alyssum desertorum* Stapf, *Androsace turczaninowii* Freyn, *Artemisia pauciflora* Web., *A. schrenkiana* Ledeb., *Astragalus testiculatus* Pall., *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Carex stenophylloides* V. Krecz., *C. supina* Willd., *Ceratocarpus arenarius* L., *Dodartia orientalis* L., *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel., *L. angustus* (Trin.) Pilg., *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, *Ephedra distachya* L., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., *Ferula soongarica* Pall. ex Spreng., *Poa bulbosa* L., *Potentilla bifurca* L., *Spiraea hypericifolia* L., *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Veronica incana* L., лишайник *Parmelia vagans* Nyl. и т. д.

Своеобразие флоры отрезка поймы Л зоны обусловлено присутствием следующих специфичных семейств: *Pinaceae*, *Droseraceae*, *Pyrolaceae*, *Ericaceae*, *Cornaceae*, *Menyanthaceae*, *Polemoniaceae*, *Balsaminaceae*, *Elatinaceae*, *Cladoniaceae*, *Sphagnaceae* и еще 10 семейств зеленых мхов. Среди специфичных видов данной флоры абсолютно преобладают лесные и болотные растения: *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Alnus incana* (L.) Moench, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Calla palustris* L., *Carex globularis* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Circaea alpina* L., *Drosera rotundifolia* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Equisetum sylvaticum* L., *Ledum palustre* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Menyanthes trifoliata* L., *Oxalis acetosella* L., *Paris quadrifolia* L., *Polemonium caeruleum* L., *Comarum palustre* L., 6 видов сфагновых мхов, 18 видов зеленых мхов, 3 вида лишайников из рода *Cladina* и т. д.

Флора отрезка поймы ЛС зоны по систематическому составу занимает промежуточное положение между флорами соседних отрезков поймы и поэтому содержит мало специфичных элементов. Специфичные семейства в ней отсутствуют, специфичных родов имеется всего лишь 6, а специфичных видов — 25: *Agrostis canina* L., *Alisma gramineum* Lej., *Carex ruthenica* V. Krecz., *Myosotis imitata* Serg., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Veronica prostrata* L., *Dipsacus gmelinii* Bieb. и др.

Анализ состава наиболее богатых видами семейств и родов во флорах разных отрезков поймы Иртыша показал, что все они являются общими для данных флор. Из табл. 3 видно, что во всех флорах первые два места занимают *Compositae* и *Gramineae*, содержащие в сумме 17.0—22.9% видов; из 10 преобладающих семейств общими являются следующие семь: *Compositae*, *Gramineae*, *Papilionaceae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae* и *Caryophyllaceae*. При движении с юга на север роль целого ряда семейств в формировании пойменной флоры меняется: *Chenopodiaceae*, *Liliaceae*, *Boraginaceae*, *Compositae*, *Gramineae*, *Cruciferae*, *Papilionaceae* заметно уменьшают свое относительное участие, а роль *Polygonaceae*, *Cyperaceae*, *Scrophulariaceae*, *Juncaceae*, *Equisetaceae* и *Sphagnaceae* возрастает. Что касается родовой структуры, то из десяти преобладающих родов общими для всех отрезков поймы являются *Carex*, *Ranunculus*, *Potentilla*, *Salix* и *Polygonum* (табл. 4). При этом *Carex* стоит на первом месте во всех флорах, а второе и третье места занимают соответственно во флорах отрезков поймы С и ЛС зон *Artemisia* и *Ranunculus*, во флоре отрезка Л зоны — *Ranunculus* и *Salix*.

Расчет коэффициента τ («тау») ранговой корреляции Кендэла (Юл, Кендэл, 1960; Шмидт, 1974) обнаружил умеренное и высокое сходство систематической структуры всех отрезков поймы по десяти преобладающим семействам и родам (рис. 1). При этом структура флор отрезков поймы С и ЛС зон обладает бо́льшим сходством на уровне родов, а структура флор отрезков поймы ЛС и Л, С и Л зон показывает более высокое сходство на уровне семейств.

ТАБЛИЦА 3

Участие наиболее богатых видами семейств во флорах отрезков поймы Иртыша

Семейство	Степная зона		Лесостепная зона		Лесная зона	
	число	%	число	%	число	%
Compositae	76	13.8	53	14.0	34	9.3
Gramineae	50	9.1	33	8.7	28	7.7
Cruciferae	38	6.9	16	4.2	11	3.0
Papilionaceae	36	6.6	17	4.5	16	4.4
Rosaceae	28	5.1	22	5.8	20	5.5
Cyperaceae	25	4.6	19	5.0	23	6.3
Ranunculaceae	25	4.6	15	4.0	15	4.1
Chenopodiaceae	24	4.4	11	2.9	2	0.6
Caryophyllaceae	24	4.4	14	3.7	12	3.3
Umbelliferae	18	3.3	13	3.5	11	3.0
Labiatae	17	3.1	12	3.2	12	3.3
Liliaceae	16	2.9	3	0.8	4	1.1
Salicaceae	12	2.2	12	3.2	12	3.3
Polygonaceae	14	2.5	15	4.0	15	4.1
Scrophulariaceae	13	2.4	12	3.2	13	3.6
Boraginaceae	12	2.2	8	2.1	3	0.8
Juncaceae	5	0.9	5	1.3	7	1.9
Equisetaceae	4	0.7	4	1.1	6	1.6
Sphagnaceae	—	—	—	—	6	1.6

ТАБЛИЦА 4

Участие наиболее богатых видами родов во флорах отрезков поймы Иртыша

Род	Степная зона		Лесостепная зона		Лесная зона	
	число	%	число	%	число	%
Carex	16	2.9	14	3.7	17	4.6
Artemisia	15	2.7	12	3.2	2	0.5
Ranunculus	11	2.0	10	2.6	11	3.0
Potentilla	11	2.0	7	1.8	5	1.4
Salix	8	1.5	9	2.4	9	2.5
Polygonum	9	1.6	7	1.8	7	1.9
Silene	8	1.5	4	1.1	2	0.5
Allium	8	1.5	1	0.3	1	0.3
Lepidium	7	1.3	2	0.5	1	0.3
Potamogeton	6	1.1	4	1.1	4	1.1
Plantago	6	1.1	7	1.8	3	0.8
Juncus	5	0.9	4	1.1	6	1.6
Veronica	5	0.9	6	1.6	3	0.8
Rumex	4	0.7	7	1.8	7	1.9
Equisetum	4	0.7	4	1.1	6	1.6
Calamagrostis	3	0.5	5	1.3	6	1.6

Анализ сходства—различия полного состава систематических единиц флор отдельных отрезков поймы Иртыша, выполненный с помощью коэффициента P_s Стугрена—Радулеску (Шмидт, 1974),[4] показал (рис. 2), что: 1) по составу семейств флоры всех отрезков поймы обнаруживают сходство (слабое между отрезками ЛС—Л и С—Л зон, среднее между отрезками С—ЛС зон), 2) по составу родов флоры отрезков поймы С—ЛС и ЛС—Л зон проявляют слабое сходство, а флоры отрезков С—Л зон — слабое различие и, наконец, 3) по видовому составу все сравниваемые флоры пока-

---

[4] Рекомендуемый Л. И. Малышевым (1972) модифицированный коэффициент *K* Жаккара по численной величине не отличается от коэффициента P_s Стугрена—Радулеску, но имеет противоположный знак.

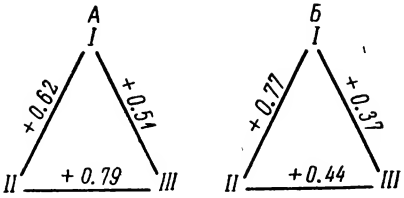


Рис. 1. Схемы сходства структуры флор отрезков поймы Иртыша степной (*I*), лесостепной (*II*) и лесной (*III*) зон по семейственным (*А*) и родовым (*Б*) спектрам на основе коэффициента τ ранговой корреляции Кендэла.

зывают различие (слабое между отрезками поймы С—ЛС и ЛС—Л зон, среднее между отрезками поймы С—Л зон).

Известно, что экологический состав флоры является результатом эколого-физиологических адаптаций растений к внешней среде. И чтобы вскрыть экологическое разнообразие флоры, необходимо оценить экологические потребности каждого вида и классифицировать виды с этой точки зрения. При оценке экологии видов поймы Иртыша мы использовали составленные нами по методу Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) местные экологические формулы (экологические амплитуды) видов по увлажнению, богатству и засолению, аллювиальности и пастбищной нагрузке, а принадлежность каждого вида к той или иной экологической группе определяли путем сопоставления его формул со шкалами Раменского (У — шкала увлажнения, БЗ — богатства и засоления, А — аллювиальности, ПД — пастбищной дигрессии) и основывались на положении точки оптимума по тому или иному фактору на соответствующей шкале (табл. 5). Методика подобного выделения экологических групп подробно описана в работе Ю. В. Титова (1975). Приведем лишь один пример — оценим с помощью формул экологию *Alisma plantago-aquatica*. Этот вид имеет следующие экологические формулы для градации массового (более 10% проективного покрытия) произрастания: У=96—105, БЗ=14—18, А=5—7, ПД=1—3. Исходя из этих формул, находим точки оптимума по различным факторам, выраженные ступенями соответствующих шкал: по увлажнению точка оптимума вычисляется так: (96+105) : 2=100.5 — ступень шкалы У, по богатству и засолению — (14+18) : 2=16 — ступень БЗ, по аллювиальности — (5+7) : 2=6 — ступень А, по пастбищной нагрузке — (1+3) : 2=2 — ступень ПД. Накладываем данные точки оптимума на соответствующие шкалы Раменского и определяем их положение на шкалах: точка оптимума по увлажнению (100.5) располагается в диапазоне болотного типа увлажнения (94—103 ступени шкалы У), точка оптимума по богатству и засолению (16) — в диапазоне богатых почв (14—16 ступени БЗ), точка оптимума по аллювиальности (6) — в диапазоне умеренно аллювиальных почв (5—7 ступени А) и, наконец, точка оптимума по фактору пастбищной нагрузки (2) лежит в диапазоне слабо стравливаемых ценозов (1—2 ступени шкалы ПД). Отсюда делаем вывод, что *A. plantago-aquatica* является гидрофитным,[5] эвтрофным, умеренно аллювиальным и неустойчивым к выпасу растением. Точно так же оценивалась экология всех остальных видов.

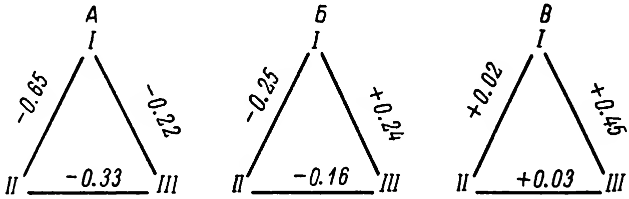


Рис. 2. Схемы сходства (различия) систематического состава флор отрезков поймы Иртыша степной (*I*), лесостепной (*II*) и лесной (*III*) зон на основе коэффициента P_s Стугрена—Радулеску.

А — на уровне семейств, *Б* — на уровне родов, *В* — на уровне видов.

---

[5] Шкалы Раменского позволили выделить более дробные экологические подгруппы, которые в данной статье не рассматриваются за неимением места.

Особенности экологических спектров флоры поймы Иртыша обусловлены, по-видимому, прежде всего разнообразием и экологической емкостью местообитаний, а отчасти также и соотношением площадей различных типов местообитаний. На каждом отрезке поймы сочетание этих факторов оказывается неодинаковым и предопределяет своеобразие спектров пойменных флор (табл. 5). При анализе экологических спектров флоры поймы обращает на себя внимание большая (максимальная) широта спектров по всем проанализированным факторам, что несомненно связано с исключительным экологическим разнообразием местообитаний поймы Иртыша.

ТАБЛИЦА 5

Соотношение экологических групп во флоре поймы Иртыша (% от общего числа видов)

Экологические группы	Отрезки поймы в различных зонах			Пойма в целом	Ступени шкал
	С зона	ЛС зона	Л зона		
По увлажнению					У
Ксерофиты	28	11	1	23	1—52
Мезофиты	57	67	68	59	53—88
Гидрофиты	15	22	31	18	89—120
По богатству и засолению					БЗ
Олиготрофы	—	—	9	4	1—6
Мезотрофы	6	11	27	15	7—9
Эвтрофы	82	77	64	71	10—16
Галофиты	12	12	—	10	17—30
По аллювиальности					А
Аллювиафилы	13	13	17	11	8—9
Среднеаллювиальные	21	27	20	21	5—7
Аллювиафобы	66	60	63	68	1—4
По пастбищной нагрузке					ПД
Особоустойчивые	22	17	17	18	7—9
Среднеустойчивые	19	20	11	19	5—6
Неустойчивые	59	63	72	63	1—4
По поёмности					
Поёмностойкие	24	34	37	29	Затопление (в днях) — более 15
Поёмнонестойкие	76	66	63	71	Затопление (в днях) — менее 15

Основу флоры поймы Иртыша в целом и флор отдельных ее отрезков составляют следующие экологические группы: по условиям увлажнения — мезофиты, по богатству и засоленности — эвтрофы, по аллювиальности — аллювиафобы, по пастбищной нагрузке и поёмности — неустойчивые к выпасу и затоплению полыми водами растения, а прочие экологические группы играют второстепенную роль. Объясняется это тем, что соответствующие основным экологическим группам местообитания (среднеувлажненные, с плодородными почвами, слабоаллювиальные, с сенокосным режимом использования, слабопоёмные) занимают преобладающие площади в пойме, характеризуются наивысшей экологической емкостью и содержат основное видовое богатство флоры. И, наоборот, местообитания с крайними (или близкими к крайним) условиями существования (сухие, переувлажненные, олиготрофные, засоленные, сильноаллювиальные, подверженные интенсивному выпасу, долгопоёмные) отличаются незначительной экологической емкостью и, следовательно, бедной флорой и к тому же имеют в пойме меньшее распространение.

Изменения спектров во флорах отдельных отрезков поймы по увлажнению, поёмности, а также по трофности и засолению почв носят закономерный характер и легко объясняются изменениями экологической обстановки в пойме. Так, вниз по течению Иртыша (от С зоны к Л) климат становится все более влажным, нарастает также и степень поёмности (продолжительность и глубина затопления поймы полыми водами). В результате общий уровень увлажнения пойменных местообитаний повышается и это обусловливает наблюдаемые (табл. 5) изменения экологических спектров по данному фактору: участие ксерофитов уменьшается с 28% во флоре поймы С зоны до 1% во флоре поймы Л зоны, а доля гидрофитов соответственно возрастает с 15 до 31%; увеличивается роль мезофитов от 57% во флоре поймы С зоны до 68% во флоре поймы Л зоны. С нарастанием поёмности вниз по течению реки хорошо согласуется увеличение участия поёмностойких видов от 24 до 37% и соответственное уменьшение роли неустойчивых к затоплению растений от 76 до 63%.

В целом пойма Иртыша, как и любая другая пойма, характеризуется высоким плодородием почв, что и предопределяет господство во флорах всех отрезков поймы группы эвтрофов. Вместе с тем при движении вниз по реке общий уровень трофности пойменных местообитаний снижается в связи с выщелачиванием почв на гривах и накоплением торфов в депрессиях. Кроме того, на границе отрезков поймы ЛС и Л зон исчезает фактор засоления почв. В полном соответствии с данными изменениями экологической обстановки меняется и структура спектров пойменной флоры по богатству и засоленности почв: галофиты во флоре поймы Л зоны исчезают совсем, участие эвтрофов в северном направлении снижается от 82% во флоре поймы С зоны до 64% во флоре поймы Л зоны, роль мезотрофов соответственно возрастает от 6 до 27% и, кроме того, во флоре самого северного отрезка поймы появляются олиготрофы (9%). При этом в пойме Л зоны мезотрофы приурочены в основном к высоким незаливаемым гривам, а олиготрофы — к верховым и переходным болотам.

Изменение структуры экологических спектров флоры по аллювиальности и пастбищной нагрузке не отличается строгой направленностью и как будто бы не связано с изменением данных экологических факторов вниз по течению реки. Если объединить аллювиафобы с умеренно аллювиальными растениями, а неустойчивые к пастьбе растения с умеренно устойчивыми, то участие этих обобщенных экологических групп во флорах всех отрезков поймы почти не изменится. Доля аллювиафилов и особоустойчивых к выпасу растений варьирует по отрезкам поймы также слабо и непоследовательно. Относительное обилие аллювиафилов, например, немного увеличивается (на 4%) лишь при переходе от поймы ЛС зоны к пойме Л зоны. Между тем степень аллювиальности поймы в целом и относительная площадь высокоаллювиальных местообитаний сильно и неуклонно возрастают вниз по течению реки. Участие особоустойчивых к пастьбе растений немного снижается (на 5%) лишь при переходе от флоры поймы С зоны к флоре поймы ЛС зоны. Между тем наибольшую пастбищную нагрузку несомненно испытывает растительный покров поймы ЛС зоны (но не С), а наименьшую — поймы Л зоны.

Причины малой изменчивости спектров по аллювиальности и пастбищной нагрузке кроются, по-видимому, в том, что амплитуда варьирования напряженности данных факторов по отрезкам поймы не изменяется, оставаясь во всех случаях максимальной; в каждом отрезке представлены все типы местообитаний: от неаллювиальных до катастрофически аллювиальных и от совершенно нестравливаемых местообитаний до сбоев. И, несмотря на изменение соотношения площадей различных типов местообитаний, на каждом отрезке поймы выявляется полностью состав всех экологических групп по данным факторам, который и определяет характер спектров.

В биологическом спектре жизненных форм флоры поймы Иртыша явно преобладают гемикриптофиты и криптофиты (77%), на втором месте стоят терофиты (15%) и самую малочисленную группу составляют фанерофиты и хамефиты (8%). Табл. 6 показывает, что основу флоры всей поймы образуют многолетние наземные травы (63%), представленные в одинаковой степени (по 31%) вегетативно подвижными (прежде всего среднекорневищными) и вегетативно неподвижными (прежде всего стержнекорневыми) формами; существенна роль малолетников (18%), а участие прочих жизненных форм незначительно. Такая же закономерность сохраняется в структуре спектров жизненных форм флор отдельных отрезков поймы, однако количественные соотношения почти всех категорий жизненных форм в той или иной мере изменяются при движении с юга на север, от С зоны к Л зоне. Обращает на себя внимание увеличение в этом направлении вегетативно подвижных наземных травянистых многолетников (от 26 до 40%), а также мхов и лишайников (от 1 до 8%) и уменьшение относительного обилия вегетативно неподвижных форм наземных травянистых многолетников (от 36 до 21%), а также малолетних растений (от 21 до 13%). Участие прочих категорий жизненных форм изменяется мало.

ТАБЛИЦА 6

Соотношение жизненных форм во флоре поймы Иртыша
(в % от общего числа видов)

Жизненные формы	Отрезки поймы в различных зонах			Пойма в целом
	С зона	ЛС зона	Л зона	
А. Древесные растения	6	6	9	7
Деревья	2	2	4	2
Кустарники	4	4	4	4
Кустарнички	<1	—	1	<1
Б. Полудревесные растения	4	3	1	3
Полукустарники	2	1	1	1
Полукустарнички	2	2	—	2
В. Наземные травы	84	83	75	81
Наземные травянистые многолетники	64	66	62	63
Стержнекорневые	20	15	8	16
Кистекорневые	3	3	3	3
Короткокорневищные	5	5	5	5
Среднекорневищные	12	17	17	15
Длиннокорневищные	9	11	14	10
Плотнокустовые	2	2	1	1
Рыхлокустовые	2	2	2	2
Столонообразующие и ползучие	2	3	5	3
Корнеотпрысковые	3	4	4	3
Клубневые и луковичные	6	4	3	5
Наземные травянистые малолетники	20	17	13	18
Двулетники	4	2	1	3
Одно-двулетники	3	3	2	3
Однолетники	13	12	10	12
Г. Водные травы	6	7	7	5
Земноводные травы	1	1	1	1
Водные травы	5	6	6	5
Д. Мхи и лишайники	1	1	8	4
Мхи	<1	1	8	4
Лишайники	<1	—	<1	<1

Таким образом, систематический и эколого-биологический состав флоры поймы Иртыша закономерно изменяется по отрезкам поймы, расположенным в различных зонах. Флоры отдельных отрезков поймы характеризуются неодинаковым богатством систематического состава, специфичными наборами семейств, родов и видов и обособляются друг от друга по систематической структуре при невысоких пороговых значениях коэффициента ранговой корреляции Кендэла: в спектрах преобладающих семейств при τ от $+0.51$ до $+0.79$, а в спектрах преобладающих родов при τ от $+0.31$ до $+0.77$; по видовому составу все флоры показывают различие при варьировании коэффициента P_s Стугрена—Радулеску от $+0.02$ до $+0.45$.

При переходе от С зоны к ЛС и далее к Л зоне наблюдаются существенные изменения экологических спектров флор отрезков поймы по ряду факторов: снижается относительное участие ксерофитов с 28 до 1, эвтрофов — с 82 до 64, неустойчивых к затоплению видов — с 76 до 63%; увеличивается участие мезофитов с 57 до 68, гидрофитов — с 15 до 31, мезотрофов — с 6 до 27, устойчивых к затоплению видов — с 24 до 37%; во флоре отрезка Л зоны появляются олиготрофы (9%), а галофиты исчезают совсем.

В составе жизненных форм по отрезкам поймы от С к Л зоне наиболее заметны возрастание роли средне- и длиннокорневищных растений (от 21 до 31%), а также мхов (от 1 до 8%), и уменьшение участия малолетников (от 20 до 8%) и стержнекорневых многолетников (от 20 до 8%).

Вышеизложенное позволяет рассматривать отрезки поймы Иртыша в различных зонах в качестве особых флористических районов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Барышников М. К. (1933). Луга Оби и Иртыша Тобольского севера. М., Изд. Госземобъединения. — Бронзов А. Я. (1929). Зональные явления в пойме р. Иртыша. Изв. ГЛИ, 4—6. — Дыдина Р. А. (1961). Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа. Тр. НИИ с.-х. Крайнего Севера, 10. Норильск. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Определитель лишайников СССР. (1971—1978). 1—5. Л., Наука. — Прокопьев Е. П. (1975). Растительность поймы верхнего Иртыша в связи с ее геоморфологией. Тр. НИИББ, 5. Изд. Томск. гос. унив. — Прокопьев Е. П. (1976). Топографическое распределение растительности поймы среднего Иртыша. Тр. НИИББ, 7. Изд. Томск. гос. унив. — Прокопьев Е. П. (1978). Геоботаническое районирование поймы Иртыша. Бот. ж., 63, 5. — Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М, Сельхозгиз. — Сергиевская Л. П. (1968). История изучения флоры Западной Сибири. В кн.: Итоги исследований по биологии за 50 лет. Изд. Томск, гос. унив. — Тарабаева Б. И., Агеева Н. Т., Полякова А. А., Еремина Н. К. (1957). Растительность и кормовые ресурсы поймы р. Иртыша. Учен. зап. Казахск. унив., 29. — Титов Ю. В. (1975). Некоторые предложения к усовершенствованию экологической терминологии. Экология, 4. — Флора Западной Сибири. (1927—1964). 1—12. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Флора Казастана. (1956—1966). 1—10. Алма-Ата. Изд. АН КазССР. — Хржановский В. Г. (1949). Растительность долины Иртыша. Тр. Львовск. гос. вет. инст., 2, 1. — Шмидт В. М. (1974). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — Юл Д., М. Кендэл. (1960). Теория статистики. М., Госстатиздат.

Томский государственный университет. Получено 6 II 1980.

УДК 581.5 : 581.9 (571.55)

Ю. Л. Амченков

ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КРУТЫХ ЮЖНЫХ СКЛОНОВ ГОР ЮГО-ВОСТОКА ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

YU. L. AMCHENKOV. ECOLOGICAL AND FLORISTICAL PECULIARITIES OF THE STEEP SOUTHERN SLOPES OF THE MOUNTAINS OF THE SOUTH-EAST OF CHITA DISTRICT

В результате геоботанического обследования крутых южных склонов в степной и лесостепной Даурии выявлен ряд интересных особенностей их растительного покрова, в частности отсутствие типичных для этого региона степных доминантов и развитие видов, не свойственных более пологим степным участкам: некоторых кустарников, полукустарничков, представителей длинностержнекорневого разнотравья и

однолетников. Полученные данные позволяют сделать вывод, что обследованные склоны являются местообитаниями с пониженной конкуренцией и главную роль в формировании растительности на них играет экотопический отбор на суховыносливость видов. Для некоторых видов приуроченность к крутым южным склонам связана с правилом предварения.

Одной из важнейших и в то же время наименее решенных задач фитоценологии являются изучение условий существования отдельных видов растений и выделение определенных экологических групп с подробной характеристикой отношения объединяемых в них видов к одному или нескольким факторам среды и установлением как аутэкологического (физиологического), так и синэкологического (ценотического) оптимума их произрастания. Особый интерес в этом смысле представляет изучение растительности в местообитаниях, экстремальных по экологическим условиям.

В июне—августе 1977 г. мы проводили геоботаническое обследование растительности крутых южных склонов гор на юго-востоке Читинской обл., в зонах даурской степи и лесостепи. Природные условия этого района весьма своеобразны. Даурию отличает резко континентальный, суровый климат с минимальными температурами января до —55° С (полюс континентальности для степи и лесостепи). Небольшое, от 200—300 мм на юге до 400 мм в наиболее влажных районах, годовое количество осадков в сочетании с муссонным характером их выпадения проявляется в виде типичной для Даурии весенней засухи и частых ливней в летнее время (50% выпадающих осадков приходится на июль—август) (Ногина, 1964; «Агроклиматические ресурсы. . .», 1973). Территория Даурии занимает первое место в СССР по продолжительности солнечного сияния («Агроклиматические ресурсы. . .», 1973; Горшкова, 1973). Преобладание прямой радиации (60—65%) приводит к сильному (до 58° С) нагреванию почвы (Ногина, 1964; Горшкова, 1966; Горшкова, Чефанова, 1975). Характерные для расчлененного рельефа территории невысокие хребты (сопки до 1000—1500 м) имеют, как правило, слаборазвитые каменистые почвы. Все это в целом приближает условия существования в Даурии степной растительности к условиям аридных высокогорий (Горшкова, 1971; Пешкова, 1974) и определяет следующие ее особенности:

а) более половины видов степной флоры имеет розеточную, полурозеточную или подушковидную структуру надземной части (Горшкова, 1971). Выделяется специфическая для забайкальских степей экологическая группа криоксерофитов (Горшкова, 1966, 1971, 1972; «Экология. . .», 1977), «растений-куртинок» или хасмофитов (Рещиков, 1961), т. е. стержне- и кистекорневых двудольных поликарпиков, обладающих приземистой типа плотной подушки формой роста, мощными вертикальными корневищами и хорошо сбалансированным водным режимом, что позволяет им существовать на холодных и относительно сухих каменистых субстратах. В строении их листьев отмечено сочетание ксерофильных и мезофильных признаков (Горшкова, 1971);

б) для степного разнотравья в целом при различном строении надземных органов характерна мощно развитая подземная часть (Пешкова, 1972);

в) в степях распространены ксерофильные кустарники и полукустарнички (Ногина, 1964; Пешкова, 1972).

С другой стороны, в даурских степях существенную роль играют и типичные для степной зоны в целом узколистные, плотнодерновинные злаки, главным образом ковыли (*Stipa baicalensis* [1] и др.), относимые к экологической группе стипаксерофитов.[2] Выделяются и другие экологические группы степных растений: эуксерофиты, мезоксерофиты, ксеромезофиты (Горшкова, 1966, 1971, 1972; «Экология. . .», 1977).

---

[1] Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР», тт. I—XXX (1934—1964) и «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

[2] Термин этот, как признается в литературе («Экология. . .», 1977), неудачен, однако используется нами для краткости.

Среди степных доминантов[3] ведущая роль принадлежит стипаксерофитам и криоксерофитам, в частности *Stipa baicalensis*, *Festuca lenensis*, *Filifolium sibiricum* (Рещиков, 1954, 1961; Пешкова, 1972), которые при большой пастбищной нагрузке (выпас в основном мелкого рогатого скота) вытесняются главным образом эуксерофитными полукустарничками (*Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Thymus davuricus*) и корневищной осокой *Carex duriuscula* (Горшкова, 1973; «Экология. . .», 1977).

Обследованные нами крутые склоны южных румбов существенно отличаются по характеру растительности от прилежащих участков меньшей крутизны и других экспозиций и имеют общие черты на всей территории наблюдений. Из экотопических особенностей местообитаний крутых южных склонов укажем следующие:

1) большая по сравнению с другими участками крутизна обусловливает существование на них сильной эрозии (ветровой и особенно водной в период летних ливней) и распространение каменистого субстрата с затрудненными условиями почвообразования;

2) следствием крутизны и южной экспозиции в условиях преобладания прямой радиации оказываются особенно большая суточная амплитуда температур и максимальная по сравнению с соседними прогреваемость этих участков во все времена года;

3) интенсивное испарение как следствие высоких температур поверхности субстрата и существенная роль в связи с крутизной поверхностного стока обусловливают по сравнению с другими местообитаниями бóльшую сухость почвы.

Все эти особенности позволяют считать экологические условия крутых южных склонов малопригодными для развития растительности вообще. По нашим наблюдениям, на них, как правило, небольшое проективное покрытие травостоя и, по-видимому, в формировании растительного покрова здесь главную роль играют экотопические факторы, например требовательность видов к увлажнению, и меньшую — ценотические. Наши наблюдения показали, что растительный покров этих склонов по сравнению с прилежащими степными участками характеризуется следующими особенностями:

1) как правило, к ним приурочены заросли гемиксерофильных степных кустарников.[4] Здесь типичны *Armeniaca sibirica*, *Malus pallasiana*, виды ильма (*Ulmus propinqua*, *U. macrocarpa*),[5] *Spiraea aquilegifolia* (Рещиков, 1961; Пешкова, 1963, 1972, 1974). Кроме того, нами отмечены здесь *Rosa davurica*, *Caragana microphylla*, *Betula fusca*, *Pentaphylloides parvifolia*;

2) значительно участие в образовании растительного покрова ксерофильных полукустарничков: *Artemisia gmelinii*, *A. frigida*, *Kochia prostrata*;

3) характерно распространение однолетников, причем такие виды, как *Axyris amaranthoides*, *Dontostemon micranthus*, *D. integrifolius*, *Descurainia sophia*, *Arabis borealis*, *Amethystea caerulea*, *Leonurus sibiricus*, *Chenopodium aristatum*, свойственны, по нашим наблюдениям, именно кустарниковым склонам. Другие виды, такие как *Chenopodium album*, *Ch. acuminatum*, *Setaria viridis*, *Papaver nudicaule*, *Chamaerhodos erecta*, *Salsola collina*, *Lappula consanguinea*, *Artemisia scoparia*, достаточно обычны как на кустарниковых склонах, так и в иных, как правило, сильно нарушенных степных ценозах;

4) существенную роль играет разнотравье в той или иной степени мезофильного характера, нередко достаточно высокорослое с ясно выражен-

---

[3] Мы рассматриваем флору только наиболее сухих степных склонов и опускаем анализ степной растительности более увлажненных местообитаний — остепненных пойм, приозерных депрессий, окраин леса, имеющих иное соотношение экологических групп.

[4] В дальнейшем мы будем называть крутые южные склоны кустарниковыми.

[5] Как правило, это деревья, но на сухих южных склонах эти виды представлены угнетенной кустарниковой формой.

ными листовыми пластинками. Одни виды отмечаются исключительно на крутых склонах (*Melandrium apricum*, *Rheum undulatum*, *Euphorbia pallasii*), другие предпочитают более крутые южные склоны, чем смежные более пологие местообитания: *Lespedeza davurica*, *Vincetoxicum*, *sibiricum Delphinium grandiflorum*, *Clematis hexapetala*, *Sedum aizoon*, *Haplophyllum davuricum*, *Thalictrum squarrosum*, *Adenophora stenanthina*, *Artemisia dracunculus*, *Allium odorum*. Согласно литературным данным, некоторые из этих видов являются мезоксерофитами или даже ксеромезофитами (Блюменталь, Кирикова, 1960; «Экология. . .», 1977);

5) Как правило, на кустарниковых склонах незначительно участие стипаксерофитов и криоксерофитов — обычных доминантов степных сообществ на более пологих склонах. По нашим наблюдениям, кустарниковых склонов избегают такие распространенные на смежных с ними степных участках виды, как *Filifolium sibiricum*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Oxytropis myriophylla*, *Arenaria capillaris*, *Amblynotus rupestris*, *Potentilla leucophylla*, *Scabiosa comosa*, которые относят к криоксерофитам (Рещиков, 1961; «Экология. . .», 1977), а также виды, считающиеся эу- и мезоксерофитами (Блюменталь, Кирикова, 1960; «Экология. . .», 1977), но имеющие характерную для криоксерофитов розеточную форму роста с развитыми вертикальными корневищами: *Sibbaldia adpressa*, *Stellera chamaejasme*, *Phlojodicarpus sibiricus*, *Silene jenisseensis*, *Yungia tenuifolia*, *Leibnitzia anandria*, *Crepis crocea*, *Androsace incana*, *Arenaria juncea*, *Allium prostratum*, *Aster alpinus*.

Не характерны для кустарниковых склонов такие обычно господствующие в даурских степях стипаксерофиты, как *Stipa baicalensis* и *Festuca lenensis*. Последний вид имеет и криоксерофитные черты (Рещиков, 1961).

В связи с выявленными особенностями растительности кустарниковых склонов можно отметить, что типичными местообитаниями криоксерофитов являются вершины сопок и верхние, относительно пологие части склонов, характеризующиеся по сравнению с крутыми участками более слабым испарением (результат меньшего воздействия прямых солнечных лучей) и меньшими потерями влаги за счет поверхностного стока. Интересно, что такой близкий к криоксерофитам (Рещиков, 1961) полукустарничек, как *Potentilla acaulis*, обычный на южных склонах, по нашим наблюдениям, также приурочен к верхним их участкам. По мере движения на юг, с увеличением сухости почвы и воздуха, криоксерофитные степные сообщества главным образом с доминированием *Filifolium sibiricum* смещаются с плакоров и южных склонов (лесостепная часть Даурии) (Куминова, 1938; Лавренко, 1940) на северные склоны (Онон-Аргунские степи) (Горшкова, 1971, 1973), а далее к юго-востоку вовсе вытесняются полидоминантными мелкозлаковыми сообществами («Экология. . .», 1977). Видимо, характерную для группы криоксерофитов розеточную, полурозеточную или подушковидную структуру наземной части в сочетании с мощным развитием вертикальных корневищ следует рассматривать как приспособление скорее к большим колебаниям суточных и сезонных температур на каменистых открытых склонах Даурии, чем к недостатку влаги. В последнем криоксерофиты заметно уступают стипаксерофитам, доминирующим на более сухих степных участках, в частности на южных склонах в Онон-Аргунских степях (Горшкова, 1971, 1973).

Стипаксерофиты имеют корневую систему мочковатого типа, проникающую до 1.5 м в глубину (Горшкова, 1966, 1973), однако, возможно, вследствие того, что основная масса поглощающих корней сосредоточена у них в верхнем слое 10—20 см (Ногина, 1964), стипаксерофиты тяготеют к мелкоземной, относительно богатой гумусом почве (Горшкова, 1966) и поэтому избегают каменистых склонов, сильно подверженных эрозии. Кроме того, эта экологическая группа, обладая адаптивной реакцией на засуху прекращением вегетации (Горшкова, 1973; «Экология. . .», 1977), наиболее страдает, если засушливый период затягивается (Горшкова, 1966; «Экология. . .», 1977), что связано, вероятно, также и с минимальной по сравнению с другими экологическими группами способностью их вегетативных органов запасать воду (Горшкова, 1972; «Экология. . .», 1977). Поэтому стипаксерофиты приурочены к местообитаниям, которым свойственно периодически, но регулярно повторяющееся промачивание верхнего слоя почвы, т. е. на равнинных пространствах и относительно пологих склонах.

В свою очередь разнотравье, обладающее длинностержневой корневой системой, как, например, *Rheum undulatum*, у которого отмечена максимальная среди всех исследованных степных видов Забайкалья глубина укоренения (Горшкова, 1966), имеет возможность, минуя верхние сухие горизонты почвы, достигать корнями более влажных глубоких слоев и там образовывать основную массу поглощающих корней (Ногина, 1964). Вероятно, аналогичным образом приспособлены к перенесению сухости почвы и распространенные на крутых южных склонах кустарники и полукустарнички. Выживанию длинностержнекорневых видов разнотравья помогает и высокая способность их вегетативных органов запасать воду, особенно развитая у мезоксерофитов (Горшкова, 1972; «Экология. . .», 1977). Таким образом, все эти виды, вытесняемые из более благоприятных по увлажнению местообитаний доминирующими там стипа- и криоксерофитами, находят свой ценотический оптимум на кустарниковых склонах, экотопические условия которых оказываются неблагоприятными для этих групп.

О том, что растительность кустарниковых склонов формируется в условиях пониженной конкуренции со стипа- и криоксерофитами, говорят и факты распространения некоторых видов, типичных для кустарниковых склонов, в равнинных степях, подвергающихся значительному пастбищному сбою, который, как известно, сопровождается подавлением стипа- и криоксерофитных доминантов (Рещиков, 1961; Пешкова, 1963; Горшкова, 1966, 1973; Зарубин, 1966), например *Artemisia frigida*, *A. gmelinii*, *Caragana microphylla*. Пониженная конкуренция со стипа- и криоксерофитами объясняет и приуроченность к кустарниковым склонам однолетников, которые способны развиваться здесь, так как в отличие от многолетников не испытывают влияния весенней засухи.

Особый интерес представляет вопрос о приуроченности некоторых видов, в частности кустарников, почти исключительно к крутым южным склонам и отсутствии их в других местообитаниях. Характерные для склонов *Armeniaca sibirica*, *Malus pallasiana*, виды рода *Ulmus* по происхождению являются пойменными или лесными видами тургайской флоры. С похолоданием климата, наступанием тайги на неморальную лесостепь и отступанием теплолюбивой растительности к югу эти виды, оказавшись на северном пределе своего распространения, предпочитают наиболее теплые южные и юго-западные склоны (согласно правилу предварения). При этом вынужденные мириться с недостатком влаги они обычно существуют в угнетенном состоянии — в кустарниковой форме (Пешкова, 1972). Значение температурного фактора нельзя полностью отрицать и для других видов, тесно связанных в ценотическом распределении с кустарниковыми склонами, особенно для *Rubia cordifolia*, *Lespedeza davurica*, *Clematis hexapetala*, *Polygonatum sibiricum* (Попов, 1957, 1959).

Как показывают наши наблюдения, кустарники южных склонов, имея в ряде случаев развитую крону и играя определенную роль в задержании осадков (дождя и снега), способны существенно изменять условия под своим пологом в сторону увеличения влажности, что приводит к концентрации под ними требовательных к этому фактору растений. Здесь сосредоточиваются:

а) некоторые травянистые виды, характерные для кустарниковых склонов: *Adenophora stenanthina*, *Sedum aizoon*, *Stellaria dichotoma*; однолетники: *Axyris amaranthoides* (особенно резко, образуя до 50% проективного покрытия), *Amethystea caerulea*, *Arabis borealis*, *Artemisia scoparia*, *Descurainia sophia*, *Lappula consanguinea*, *Chenopodium album*, *Salsola collina*, *Setaria viridis*. Надо отметить, что некоторые многолетние виды, например *Rubia* *cordifolia*, *Polygonatum sibiricum*, *Galium spurium*, были отмечены нами на обследованной территории только под кронами на южных склонах;

б) виды, приуроченные, как правило, к более пологим степным местообитаниям: *Poa attenuata*, *Galium verum*, *Ixeridium gramineum*, *Potentilla nudicaulis*, а также стипаксерофитный вид *Stipa baicalensis*, для которого, как отмечалось выше, условия вне полога на кустарниковых склонах оказываются слишком засушливыми;

в) лугово-лесные виды (Попов, 1957, 1959; Пешков, 1972), распространенные, по нашим наблюдениям, главным образом на относительно увлажненных пойменных или непосредственно контактирующих с лесом степных участках: *Carex pediformis*, *Aster alpinus*, *A. tataricus*, *Iris uniflora*, *Dendranthema zawadskii*, *Paeonia lactiflora*, *Phlomis tuberosa*, *Linaria melampyroides*, *Polygonatum odoratum*, *Potentilla fragarioides*, *Pulsatilla multifida*, *Galium boreale*, *Silene repens*, *Thalictrum minus*, *Vicia amoena*, *V. pseudorobus*, *Viola variegata*, *V. gmeliniana*, а также типичный кустарник подлеска *Spiraea media*.

По сравнению с открытым пространством на склоне под пологом кустарников наблюдается значительное увеличение проективного покрытия травостоя. Однако типичных лесных травянистых видов, таких как *Viola dactyloides*, *Adenophora pereskiifolia*, *Lathyrus humilis*, здесь не встретили, видимо, вследствие недостаточного для них увлажнения.

Обобщая изложенные данные, можно сделать следующие выводы:

1) основную роль в формировании растительности крутых южных склонов на юго-востоке Читинской обл. играет отбор под давлением экотопических факторов, в частности на суховыносливость (при снижении роли ценотического отбора), что обусловливает своеобразие растительности данных местообитаний;

2) характерной чертой описанной растительности является резкое снижение участия обычных степных доминантов Даурии — стипаксерофитов и криоксерофитов, а также развитие кустарников, полукустарничков, длинностержнекорневого разнотравья и однолетников, т. е. видов, не представленных вовсе или представленных весьма слабо на ненарушенных более пологих степных участках вследствие вытеснения их оттуда стипа- и криоксерофитами;

3) ряд видов ценотически узко приурочен только к условиям крутых южных склонов. Приуроченность к ним относительно теплолюбивых видов, для которых Даурия является северным пределом распространения, связана с правилом предварения — это склоны, наиболее прогреваемые во все времена года. Возможны и другие причины;

4) характерная для крутых южных склонов кустарниковая растительность создает под своим пологом условия, более благоприятные для произрастания мезофильных видов, чем на открытых участках, что придает растительному покрову этих склонов особую пестроту.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Читинской области. (Справочник). (1973). Л., Гидрометеоиздат. — Блюменталь И. Х., Кирикова Л. А. (1960). Геоботанический очерк формации остреца ложнопырейного *Aneurolepidium pseudoagropyrum* (Trin.) Nevski. Учен. зап. ЛГУ, 290, сер. биол., 48. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., Наука. — Горшкова А. А. (1971). Экология водного режима степных растений Забайкалья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск, Иркут. кн. изд. — Горшкова А. А. (1972). Комплексная характеристика экологических групп степных растений Забайкалья. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей. Тез. докл., 3. Чита. — Горшкова А. А. (1973). Пастбища Забайкалья. Иркутск, Вост.-Сиб. кн. изд. — Горшкова А. А., Чефанова Л. К. (1975). К оценке жаростойкости степных растений Забайкалья. В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей, 5. Чита. — Зарубин А. М. (1966). Степные явления в пойме реки Онон. Изв. СО АН СССР, 8, сер. биол.-мед., 2. — Куминова А. В. (1938). Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии. Тр. Биол.

инст. Томск. гос. унив. им. В. В. Куйбышева, 5. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ногина А. П. (1964). Почвы Забайкалья. М., Наука. — Пешкова Г. А. (1963). Закономерности распределения растительности Оловяннинского района. Изв. СО АН СССР, 12, сер. биол.-мед., 3. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. М., Наука. — Пешкова Г. А. (1974). Степи юго-западного и юго-восточного Забайкалья. Их сходство и различия. Изв. СО АН СССР, 5, сер. биол.-мед., 1. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири. 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Рещиков М. А. (1954). Степи юго-восточного Забайкалья. Автореф. канд. дис. Л. — Рещиков М. А. (1961). Степи западного Забайкалья. Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, 34. — Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. (1977). Новосибирск, Наука.

Московский государственный
университет.

Получено 11 III 1979.

УДК 581.1

А. В. Косицин, Т. И. Игошина

О СХОДСТВЕ МЕТАЛЛОФЕРМЕНТНЫХ СВОЙСТВ КАРБОАНГИДРАЗЫ ОДНОДОЛЬНЫХ И ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

A. V. KOSITSYN, T. I. IGOSHINA. ON THE SIMILARITY OF METALLOENZYME CHARACTERS OF CARBONIC ANHYDRASE OF MONOCOTYLEDONOUS AND DICOTYLEDONOUS PLANTS

Исследованы инактивация в кислой среде карбоангидразы из листьев четырех видов однодольных растений, а также действие на фермент орто-фенантролина и реактивация его цинком и кобальтом. Установлено, что малой устойчивостью в кислой среде и необратимостью изменений, происходящих при удалении из молекулы фермента цинка, карбоангидраза однодольных растений практически не отличается от этого фермента двудольных. Обсуждается значение полученных результатов в связи с данными больших различиях молекулярных весов карбоангидразы однодольных и двудольных астений.

В литературе имеются сведения о больших различиях молекулярных весов карбоангидраз однодольных и двудольных растений. Для молекулярного веса карбоангидразы из листьев пяти видов двудольных растений *Petroselinum crispum* (Tobin, 1970), *Pisum sativum* (Kisiel, Graf, 1972; Atkins et al., 1972b), *Phaseolus vulgaris* (Atkins, 1974), *Spinacea oleracea* (Pocker, Ng, 1973; Kandel et al., 1978), *Lactuca sativa* (Walk, Metzner, 1975) найдены значения от 180 000 до 212 000 Дальтон. Для карбоангидразы однодольных получены значительно меньшие молекулярные веса: 42 000 Дальтон для *Tradescantia albiflora* (Atkins et al., 1972b) и 45 000 Дальтон для *Hordeum vulgare* (Atkins, 1974). Материал для сравнения молекулярных весов, менее надежный, но охватывающий большой объем видов, дают также измерения электрофоретической подвижности карбоангидраз в полиакриламидном геле. Сравнение по этому признаку 11 видов однодольных и 14 видов двудольных растений, причем каждый вид представлял отдельное семейство своего класса, показало, что подвижность карбоангидразы у всех видов однодольных растений значительно выше, чем у двудольных. Ни одного исключения из этого правила не оказалось (Atkins et al., 1972a). Совокупность указанных фактов позволяет предполагать, что молекулярные веса карбоангидраз всех однодольных растений в несколько раз меньше, чем у двудольных. Такое различие по важному молекулярному свойству ферментов обоих классов покрытосемянных растений представляет большой интерес, поэтому круг сравниваемых свойств желательно расширить и, в частности, исследовать металлоферментные свойства карбоангидраз. Растительная карбоангидраза, так же как и карбоангидраза животных, является содержащим цинк ферментом, но в свойствах карбоангидразы двудольных растений найден ряд существенных особенностей. Карбоангидраза животных устойчива при pH 5.5—6.5 в течение многих суток. Теряя цинк под действием комплексообразователей, она инактивируется, но апофермент сохраняет нативную структуру и может быть полностью реактивирован цинком или кобальтом, добавленными после удаления комплексообразователя или в некотором избытке по отношению к нему. Карбоангидраза двудольных растений при указанных значениях pH довольно быстро инактивируется, а под действием комплексообразователей теряет цинк необратимо. Восстановить активность обработанного таким образом фермента практически не удается (Tobin, 1970; Косицин, Халидова, 1976). Карбоангидраза однодольных растений с этой точки зрения не исследована, и нам представляется важным восполнить этот пробел, учитывая разницу молекулярных весов и тот факт, что молекулярный вес карбоангидразы однодольных близок к молекулярному весу этого фермента животных.

Карбоангидраза других крупных таксонов растительного царства с этой точки зрения почти не исследована, но единственная найденная нами публикация представляет большой интерес. Карбоангидраза красной водоросли *Serraticardia maxima* совершенно не отличается в этом отношении от фермента животных. В течение 6 суток при pH 5.0 она устойчива, при обработке орто-фенантролином полностью теряет активность, но цинком реактивируется на 100% (Okazaki, 1973). Указанные факты побудили нас исследовать действие кислой среды и орто-фенантролина на карбоангидразу однодольных растений, а также возможность реактивации инактивированного фермента цинком и кобальтом. Были выбраны виды из семейств, находящихся на различных эволюционных дистанциях от предполагаемых предковых форм класса однодольных (Тахтаджян, 1970).

Материал и методика

Опыты проводились на видах однодольных растений: стрелолисте (*Sagittaria sagittifolia* L.), гусином луке (*Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl.), валлоте (*Vallota speciosa* T. Durand et Schinz) и овсе (*Avena sativa* L.). Ранее была исследована традесканция (*Tradescantia fluminensis* Vell.) (Косицин, Игошина, 1979).

Валлоту выращивали в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, овес — на экспериментальном участке, остальные виды росли в естественных условиях на территории Ботанического сада. В опыт брали зрелые листья, полностью закончившие рост, без признаков старения или патологических изменений. У овса исследовали только верхние листья-флаги — после полного развития соцветия, у валлоты — верхние $^2/_3$ листа, так как основание листа содержит мало карбоангидразы. Листья валлоты собирали круглый год, остальных растений — в летний период.

Свежесобранные листья растирали в ступке с 0.05 или 0.2 *M* раствором сульфита натрия. 0.05 *M* раствор применяли для валлоты и гусиного лука, так как обилие слизистых веществ в листьях этих растений сильно затрудняло обработку концентрированных гомогенатов. Отношение сырого веса в граммах к объему раствора в миллилитрах было в этом случае 1 : 4. При 0.2 *M* растворе это отношение составляло 1 : 1. После осаждения крупных частиц центрифугированием обогащенную карбоангидразой белковую фракцию выделяли из гомогенатов фракционным высаливанием. В дальнейшем использовали фракцию, осаждаемую при концентрации сульфата аммония от 0.3 до 0.45 г/мл, с которой связана почти вся карбоангидразная активность (Косицин, Игошина, 1979). Инактивацию карбоангидразы исследовали в растворах 0.01 *M* по KH_2PO_4 и меркаптоэтанолу, в опытах с комплексообразователем создавалась также 0.01 *M* концентрация орто-фенантролина. Методические детали см. в работе Косицина, Игошиной (1979).

При исследовании действия металлов на инактивированный фермент применяли Zn, Co и Cu в концентрации 10^{-3} *M*. Во всех случаях использовали сернокислые соли соответствующих металлов. Определение карбоангидразы производили по методу Уилбура—Андерсона (Rickli et al., 1964), в котором используется ускорение ферментом реакции насыщенного раствора углекислого газа с натрий-вероналовым буфером, имеющим pH 8.2. Определяемая таким способом карбоангидразная активность выражается в условных единицах по формуле

$$U = 10\left(\frac{T_в}{T_с} - 1\right),$$

где $T_в$ — время прохождения реакции без фермента, $T_с$ — время прохождения реакции в присутствии фермента.

В тексте и на рисунках единицы ферментативной активности обозначены как Ед. КА в пересчете на 1 г сырого веса или 1 мл раствора.

Карбоангидразная активность листьев однодольных растений

Вид	Ед. КА/г
Стрелолист	33000±1700
Гусиный лук	1080±170
Валлота	11800±2700
Овес	11600±1700

Результаты и обсуждение

Как показано в таблице, листья всех исследованных видов содержат значительные количества карбоангидразы. В таблице приведены усредненные из 4—10 определений значения карбоангидразной активности в условных единицах на 1 г сырого веса листьев с их средними квадратическими отклонениями.

Частично очищенная карбоангидраза исследованных видов, так же как и фермент двудольных растений, оказалась неустойчивой в нейтральной и слабокислой средах. При pH от 5.5 до 7.1 у большинства видов почти полная инактивация фермента происходит в течение 20—50 ч (рис. 1). Зависимость инактивации от времени у валлоты, гусиного лука и стрелолиста оказалась достаточно близкой, и на рисунке такой характер инактивации иллюстрирован на примере валлоты. Карбоангидраза овса сохраняет довольно высокую остаточную активность в течение по крайней мере 300 ч, что было отмечено ранее также для карбоангидразы традесканции (Косицин, Игошина, 1979). При pH 8.4—8.7 карбоангидраза валлоты и овса устойчива в течение 150 ч. Фермент других видов в этом интервале pH не исследовался.

Орто-фенантролин усиливает инактивацию фермента, и это заметно даже у растений типа валлоты, где его действие сильно маскируется активно идущей спонтанной инактивацией. При добавлении к растворам инактивированной орто-фенантролином карбоангидразы ионов цинка и кобальта наблюдается небольшая реактивация. На рис. 1 момент добавления ионов металлов показан стрелкой, а ход активности в соответствующих пробах — штриховыми линиями. Возникающая при этом активность может в несколько раз превышать очень низкий уровень остаточной активности и у валлоты даже превышает остаточную активность пробы без орто-фенантролина, но далеко не достигает исходного уровня активности фермента. Добавление цинка и кобальта к ферменту, потерявшему активность в результате спонтанной инактивации, дает неопределенный эффект. Иногда наблюдается заметная реактивация, но в большинстве случаев активность не меняется или происходит дополнительная инактивация. Несколько опытов с добавлением иона меди показали, что этот ион совершенно не обладает реактивирующим действием. В его при-

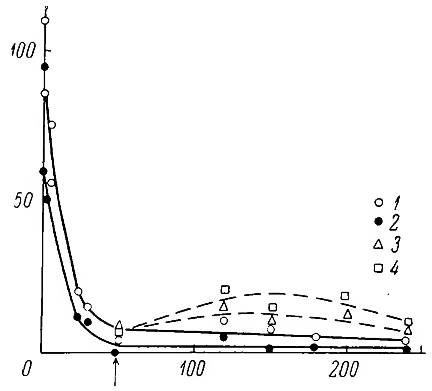


Рис. 1. Инактивация выделенной карбоангидразы валлоты во времени.

На оси абсцисс: время после выделения (часы); *на оси ординат*: активность в единицах Уилбура—Андерсона.
1 — без орто-фенантролина, *2* — с орто-фенантролином, *3* — реактивация цинком, *4* — реактивация кобальтом.

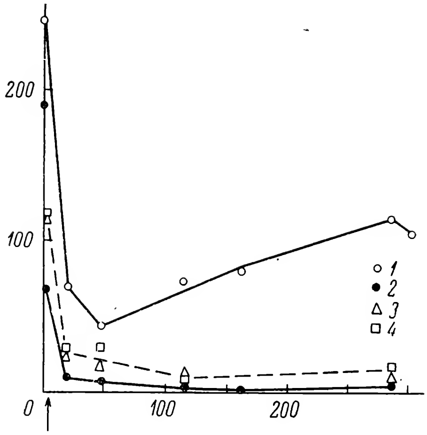


Рис. 2. Инактивация выделенной карбоангидразы овса во времени.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

сутствии (концентрация 0.001 *M*) активность фермента очень быстро падает до нуля.

Полученные результаты позволяют предполагать, что причиной неустойчивости растительной карбоангидразы в кислой среде может быть потеря молекулой фермента атома цинка, диссоциация которого сильно ускоряется по мере понижения pH. Об этом говорит значительное ускорение процесса в присутствии орто-фенантролина, связывающего цинк в прочный комплекс. Потеря цинка, по-видимому, сопровождается быстрыми изменениями структуры фермента, делающими процесс необратимым, а реактивацию фермента практически невозможной. Небольшая реактивация, которую удается получить, вероятно, связана с сохранением некоторой частью молекул, потерявших цинк, своей структуры. Интересно отметить, что кобальт в этом случае оказывает такое же действие, что и цинк (рис. 1 и 2). Равная эффективность цинка и кобальта как кофакторов карбоангидразы животных хорошо известна, но для растительной карбоангидразы, вероятно, вследствие неустойчивости соответствующего апофермента, такие данные отсутствуют. Можно предполагать, что в случае замены цинка на кобальт без нарушения молекулярной структуры кобальтсодержащая растительная карбоангидраза также полностью сохранила бы свою активность.

Таким образом, полученные результаты показывают, что малой устойчивостью в кислой среде и необратимостью изменений, происходящих при удалении из молекулы фермента цинка, карбоангидраза однодольных растений практически не отличается от карбоангидразы двудольных. Очень характерным свойством карбоангидразы двудольных растений является ее слабая реакция на ингибиторы типа ацетазоламида, которые очень сильно и специфично ингибируют карбоангидразы животных. Хотя данные о действии этих ингибиторов на фермент однодольных растений отрывочны и противоречивы (Atkins et al., 1972b; Atkins, 1974), они позволяют сделать вывод, что и по этим свойствам карбоангидраза покрытосемянных растений противостоит карбоангидразе животных как единая группа. Создается впечатление, что большой молекулярный вес карбоангидразы двудольных растений, вероятно, обусловленный ее гексамерной структурой, не связан непосредственно со строением активного центра, которое близко у фермента обоих классов и значительно отличается от такового у карбоангидразы животных.

Возникает вопрос о приспособительной роли и времени возникновения гексамерной молекулы карбоангидразы двудольных. Современные экологические условия, в которых существуют исследованные виды обоих классов, достаточно широки и практически совпадают. Маловероятно, что указанное различие молекулярных весов карбоангидразы является адаптацией к современным условиям. Можно предполагать, что гексамерная молекула возникла у двудольных на ранних стадиях их эволюции, но после отделения группы однодольных растений. Вопрос этот требует дальнейшего изучения, так как представители наиболее примитивных групп двудольных оказались вне поля зрения исследователей молекулярных свойств растительной карбоангидразы. Желательно также изучение карбоангидразы голосемянных и более примитивных групп растительного мира.

ЛИТЕРАТУРА

Косицин А. В., Игошина Т. И. (1979). Действие комплексообразователей и цинка на карбоангидразу традесканции. Физиол. раст., 26, 1. — Косицин А. В., Халидова Г. Б. (1976). О значении цинка для карбоангидразы растительного происхождения. Физиол. и биохим. культ. раст., 8, 2. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Atkins C. A. (1974). Occurence and some properties of carbonic anhydrase from legume root nodules. Phytochemistry, 13, 1. — Atkins C. A., Patterson B. D., Graham D. (1972a). Plant carbonic anhydrases. I. Distribution of types among species. Plant Physiol., 50, 2. — Atkins C. A., Patterson B. D., Graham D. (1972b). Plant carbonic anhydrases. II. Preparation and some properties of monocotyledon and dicotyledon enzyme types. Plant Physiol., 50, 2. — Kandel M., Gornall A. G., Cybusky D. L., Kandel S. J. (1978). Carbonic anhydrase from spinach leaves. Isolation and some chemical properties. J. Biol. Chem., 253, 8. — Kisiel W., Graf G. (1972). Purification and characterization of carbonic anhydrase from *Pisum sativum*. Phytochemistry, 11, 1. — Okazaki M. (1973). Dissociable zinc as a cofactor of carbonic anhydrase from marine red alga *Serraticardia maxima*. Bot. Mag. Tokyo, 86, 1003. — Pocker G., Ng J. S. G. (1973). Plant carbonic anhydrase properties and carbon dioxyde hydration kinetics. Biochemistry, 12, 25. — Rickli E. E., Chazanfar S. A. S., Gibbons B. H., Edsall J. T. (1964). Carbonic anhydrases from human erythrocytes. J. Biol. Chem., 239, 4. — Tobin A. J. (1970). Carbonic anhydrase from parsley leaves. J. Biol. Chem., 245, 10. — Walk R. A., Metzner H. (1975). Reinigung und Charakterisierung von Chloroplasten-carbonat-dehydratase (Isoenzym I) aus Blättern von *Lactuca sativa*. Hoppe-Seyler's Zeitshr. Physiol. Chem., 356, 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1979.

УДК 582.734 (597)

Нгуен Тьен Хьеп, Г. П. Яковлев

РОД *SORBUS (ROSACEAE)* ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

NGUEN TIEN HIEP, G. P. YAKOVLEV. THE GENUS *SORBUS (ROSACEAE)*
IN THE FLORA OF VIET-NAM

Во флоре Вьетнама насчитывается 8 видов рода *Sorbus*. 3 из них — *S. wattii*, *S. ursina* и *S. oligodonta* — относятся к секции *Sorbus*, 5 — *S. corymbifera*, *S. subulata*, *S. epidendron*, *S. ligustrifolia* и *S. brevipetiolata* — к секции *Micromeles*.

При подготовке публикации по сем. *Rosaceae* Вьетнама мы пересмотрели материал, относящийся к роду *Sorbus*. Наши выводы несколько отличаются от выводов J. Vidal (1968), который в течение ряда лет занимался изучением розовых. Для работы были использованы материалы, хранящиеся в различных Гербариях (LE, K, NY, P, A, HN, HNU, HM),[1] а также собственные сборы одного из авторов статьи.

Род *Sorbus* был установлен К. Линнеем в 1753 г. и лектотипом его, согласно A. Rehder (1940) и G. Brizicky (1968) (цит. по: Габриэлян, 1978), следует считать *S. aucuparia*. Ранние авторы иногда включали его в род *Pyrus*. Подавляющее большинство современных авторов признают самостоятельность рода *Sorbus*, относя к нему в ранге секции род *Micromeles* Decne.

Мы присоединяемся к точке зрения тех исследователей, которые рассматривают род *Sorbus* независимо от рода *Pyrus*, но принимают его в широком объеме (Hedlung, 1901; Rehder, 1927, 1940; Yü, Kuan, 1963; Vidal, 1968; Yü, 1974; Габриэлян, 1978).

Sorbus L. 1753, Sp. Pl. : 477; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 213; Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 23; Yü, 1974, Fl. Reip. Pop. Sin. 36 : 283; Габриэлян, 1978, Рябины Зап. Азии и Гималаев : 86. — *Pyrus* L. subgen. *Sorbus* (L.) Focke, 1888, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 3 : 24.

Lectotypus: *S. aucuparia* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SORBUS*

1. Листья непарноперистосложные 2
+ Листья простые 4
2. Листочки листьев узкие, не более 1 см шир. 3
+ Листочки листьев 1.5—2 см шир. . . 3. *S. oligodonta* var. *serrata*
3. Чашечка мелкозубчатая вдоль края зубцов; лепестки опушенные изнутри; завязь 3-гнездная; листочки в числе 9—13 . . 1. *S. wattii*
+ Края зубцов чашечки совершенно ровные; лепестки голые; завязь 5-гнездная; листочки в числе 19—25 . . . . 2. *S. ursina*
4. Черешок 2—7 мм дл.; пластинка листа голая 5
+ Черешок 2—15 мм дл. или отсутствует; пластинка листа голая или войлочная 6
5. Пластинка листа более или менее остроконечная, зубцы острые, но не шиловидные; плоды 10—20 мм шир., с чечевичками . . . . 4. *S. corymbifera*
+ Пластинка листа более или менее тонкозаостренная, зубцы острые или шиловидные; плоды 6—8 мм шир., без чечевичек . . 5. *S. subulata*
6. Пластинка листа 8—12 см дл., 2—5 см шир. с 10—15 парами боковых жилок 7
+ Пластинка листа 4—6 см дл., 1.5—3 см шир. с 6—7 парами боковых жилок; черешок 3—6 мм дл. . . . . 8. *S. ligustrifolia*
7. Черешок 5—15 мм дл.; пластинка листа снизу более или менее войлочная, с жилками, лишь слегка выступающими, в числе 10—12 пар; завязь 2—3-гнездная . . . . 6. *S. epidendron*
+ Черешок 1—4 мм дл. или отсутствует; пластинка листа снизу голая, с жилками, сильно выступающими, в числе 10—14 пар; завязь 2-гнездная . . . . 7. *S. brevipetiolata*

Sect. 1. ***Sorbus***

Листья непарноперистосложные; завязь 2—4-, редко — 5-гнездная; стилодиев 2—4, редко — 5, обычно свободных или слегка у основания сросшихся; плоды с остающейся чашечкой.

Во Вьетнаме 3 вида секции.

---

[1] HM — индекс гербария Биологического института Государственного научно-исследовательского центра Вьетнама в г. Хошимине; HN — индекс Гербария Биологического института (г. Ханой); HNU — индекс Гербария Ханойского государственного университета.

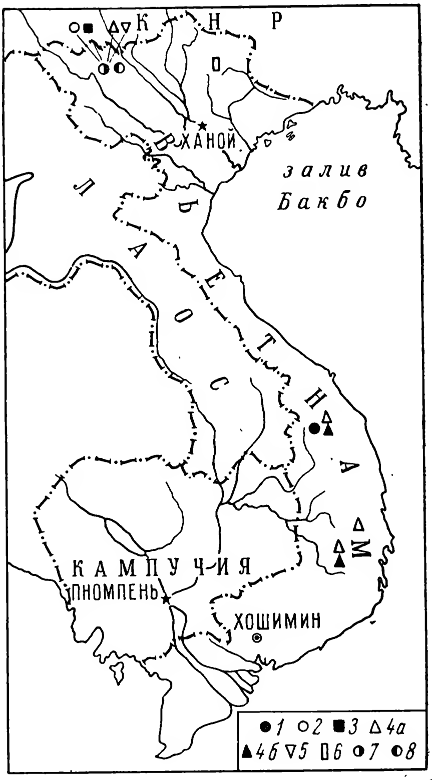


Рис. 1. Распространение видов рода *Sorbus* во флоре Вьетнама.

1 — *S. wattii*, *2* — *S. ursina*, *3* — *S. oligodonta*, *4a* — *S. corymbifera*, *4б* — *S. corymbifera* var. *turbinata*, *5* — *S. subulata*, *6* — *S. epidendron*, *7* — *S. brevipetiolata*, *8* — *S. ligustrifolia*.

---

1. *S. wattii* Koehne, 1912, Feddes Repert. 10 : 515; Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 25. — — Ic.: Vidal, 1968, l. c. : 27, tab. 3, *1—3*.

Typus: «Manipur, Jopoo, Nagahugel, 3160 m ü. M., V 1882, blühend, G. Watt, n° 6882» (K — non vidi, fide Vidal, 1968).

На территории Вьетнама собирался лишь один раз в провинции Зялай-Контум (Gialai-Kontum) (рис. 1, *1*).

Вьетнам. Prov. de Kontum: sommet du Ngoc Phang, 2187 m, Poilane, n° 32 180 (P, A).

Общее распространение: Северо-Восточная Индия.

2. *S. ursina* (Wenzig) Hedl. 1901, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 35, 1 : 35; Габриэлян, 1978, Рябины Зап. Азии и Гималаев : 92. — Ic.: Габриэлян, 1978, цит. соч.: табл. 26.

Lectotypus: Kamaoon, 1829, Wallich, Cat. n° 675 (fide Габриэлян, 1978, non vidi).

Этот вид является новым для территории Вьетнама. Он собран в провинции Хоанг Льен Шон (Hoang liên són) (рис. 1, *2*).

Вьетнам. Prov. Hoang liên són: Fan si Pang, 2600 m, P. N. Lan, n° 19 (HN).

Обитает в верхнем горном поясе на высоте 2600—4600 м над ур. м.

Общее распространение: КНР, Индия, Непал, Бутан, Бирма.

Примечание. Вид близок к *S. wattii* и *S. foliolosa* (Wall.) Spach. От первого вида отличается большим числом листочков (10—15, а не 4—7 пар), от второго — 5 (а не 3) столбиками. Образец, собранный на территории Вьетнама, должен быть отнесен к var. *ursina*.

3. *S. oligodonta* (Card.) Hand.-Mazz. 1933, Symb. Sin. 7 : 469; Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 25; Yü, 1974, Fl. Reip. Pop. Sin. 36 : 319. — Ic.: Vidal, 1968, l. c. : 31, tab. 4, *1—2*; Yü, 1974, l. c. : 315, tab. 43, *13*.

Typus: «Arbre élevé les bois du Ma Eul Chan, à 2500 m alt., 22 oct. 1889, leg. Delavay, n° 4252» (P!) (рис. 1, *3*).

Во Вьетнаме разновидность этого вида (var. *serrata* Vidal) найдена в провинции Хоанг Льен Шон (Hoang liên són).

Вьетнам. Tonkin: prov. de Lao Kay, Col de Lo Qui Ho près de Chapa, alt. 200 m, Poilane, n° 17 043 (P!, typus var.); massif du Fan Tsi Pan, 2800 m, Poilane, n° 17 702 (fide Vidal, 1968).

Обитает в горном поясе на высоте 2000—3000 м над ур. м. Эпифитное (?) дерево.

Общее распространение: КНР (var. *oligodonta*).

Sect. 2. *Micromeles* (Decne.) Rehd.

Листья простые; завязь 2—3-, редко — 4—5-гнездная; стилодиев 2—3, редко — 4—5, сросшихся у основания; плоды с опадающей чашечкой.

Во Вьетнаме 5 видов секции.

4. *S. corymbifera* (Miq.) Hiep et Yakovl. comb. nov. — *Vaccinium*? *corymbiferum* Miq. 1861, Fl. Ind. Bat. Suppl. 1 : 588. — *Sorbus granulosa* (Bertol.) Rehd. 1915, in Sargent, Pl. Wils. 2 : 274; Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 26; idem, 1970, Fl. Thail. 2 : 36; Yü, 1974, Fl. Reip. Pop. Sin. 36 : 302; Габриэлян, 1978, Рябины Зап. Азии и Гималаев : 92. — *Micromeles corymbifera* (Miq.) Kalkm. 1973, Blumea, 21, 2 : 437. — Ic.: Vidal, 1968, l. c. : 27, tab. 3, *6—9*; Yü, 1974, l. c. : 41, tab. 41, *1—3*; Габриэлян, 1978, цит. соч.: табл. 56; Kalkm. 1973, l. c. : tab. 1e, 2e.

Typus: Junghun, s. n. (Pl. Jungh. Ined. n° 1035) ex Sipirok, Sumatra (holotypus — U; L) (fide Kalkman, 1973).

1. Плоды шаровидные или эллипсовидные, редко — яйцевидные или обратнояйцевидные, 9—22 мм дл., 8—20 мм шир.; отношение длины к ширине составляет 1 : 0.9—1.3 . . . . var. *corymbifera*

+ Плоды от грушевидных до обратнояйцевидных, 20—32 мм дл., 13—23 мм шир.; отношение длины к ширине составляет 1 : 1.3—1.5 . . . . var. *turbinata*

Стерритории Вьетнама известны обе разновидности.

Var. *corymbifera.*

Var. *turbinata* (Card.) Hiep et Yakovl. comb. nov. — *Pyrus granulosa* Bertol. var. *turbinata* Card. 1918, Not. Syst. (Paris) 3 : 347; idem, 1920, Fl. Gen. Indoch. 2 : 672. — *Sorbus granulosa* (Bertol.) Rehd. var. *turbinata* (Card.) Vidal, 1968, l. c. : 29. — *Micromeles corymbifera* (Miq.) Kalkm. var. *turbinata* (Card.) Kalkm. 1973, l. c. : 439. — Ic.: Card. 1920, l. c. : 669, tab. 64, *5—7*; Vidal, 1968, l. c. : 27, tab. 3, *10.*

Lectotypus: Cambodie, monts Knang Repoeu, 1200 m, Pierre, n° 618 (holotypus — P!, NY!).

Обе разновидности известны из нескольких районов Вьетнама (рис. 1, *4а*, *4б*). Помимо образцов, перечисленных J. Vidal (1968), известны еще два образца: Chapa, VIII 1943, 1500 m alt. (Pételot) s. n. (HM); ib., anon., n° 2770 (HN).

Обитает в лесах по склонам гор на высоте 1000—2500 м над ур. м.

Общее распространение: Индия (Ассам), Таиланд, Лаос, Кампучия, Малайзия, Индонезия (о. Суматра).

Примечание. Ранее этот вид был известен под названием *S. granulosa*, однако C. Kalkman (1973) установил, что впервые он был описан под названием *Vaccinium*? *corymbiferum*. Тогда же им была предложена новая комбинация *Micromeles corymbifera* (Miq.) Kalkm. Мы, однако, принимаем широкий объем рода *Sorbus* (включая род *Micromeles*), в связи с чем и предлагаем новую комбинацию.

5. *S. subulata* (Vidal) Hiep et Yakovl. stat. nov. — *S. verrucosa* (Decne.) Rehd. var. *subulata* Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 32. — Ic.: Vidal, 1968, l. c. : 32, tab. 4, *3*.

Typus: Vietnam, prov. de Lao Kay; massif du Fan Tsi Pang, 2500 m, Pételot, n° 7946 (P, non vidi, vidi paratypus).

Во Вьетнаме встречается в провинции Хоанг Льен Шон (Hoang liên són) (рис. 1, *5*).

Вьетнам. Prov. Hoang liên són, Sapa, 2500 m alt., Pételot, n°7958 (paratypi — P, HM); ib., Duong hu'u Thoi, n° 23 (HNU); ib., P. N. Lan, n° 26 (HN); ib., anon., n° 1634 (HN); ib., Vo van Chi, s. n. (HN).

Обитает в светлых лесах по склонам гор на высоте около 2500 м над ур. м. Цв. V, пл. VIII—IX.

Общее распространение: эндемик.

Примечание. Согласно нашим наблюдениям (см. таблицу), *S. verrucosa* var. *subulata* весьма существенно отличается от типовой разновидности, описанной из Индии. Эти различия, как нам кажется, видового порядка, поэтому мы посчитали необходимым повысить ранг первого таксона.

Сравнительная характеристика *Sorbus verrucosa* и *S. subulata*

Признаки	*S. verrucosa*	*S. subulata*
Соцветие	Опушенное	Голое
Чашелистики	Изнутри голые	Изнутри опушенные
Ноготки лепестка	Опушенные	Голые
Завязь	2-гнездная	3-гнездная
Ветки	С многочисленными выступающими чечевичками	Без заметных чечевичек или чечевичек мало
Плод	На месте опавшей чашечки хорошо заметен кольцевой выступ	Заметного кольцевого выступа на месте чашечки нет

6. *S. epidendron* Hand.-Mazz. 1933, Symb. Sin. 7 : 466; Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 32; Yü, 1974, Fl. Reip. Pop. Sin. 36 : 311. — Ic.: Vidal, 1968, l. c. : 27, tab. 27, *4—5*; Yü, 1974, l. c. : 307, tab. 42, *7—9*.

Typus: Chine, Yunnan, entre de Yang Tsé et le Mekong, 2850 m, Handel-Mazzetti, n° 7874 (holotypus — W; P!).

Во Вьетнаме встречается в провинции Као-Ланг (Cao lang) (рис. 1, *6*).

Вьетнам. «Prov de Cao Bang, massif du Pia Quac, 1200—1500 m, Poilane, n° 19106» (P).

Общее распространение: КНР (провинция Юньнань).

7. **S. brevipetiolata Hiep et Yakovl. sp. nov.** —*S. caloneura* auct. non Rehd.: Vidal, 1968, Fl. Gamb. Laos et Vietnam, 6 : 33.

Arbor mediocris vel frutex ramis glabris, cortice nitidiusculo griseolo. Folia oblongo-elliptica, apice acuta vel raro acutata, basi subcuneiformia, margine dentata, 8—10 cm longa, 2—4 cm lata, utrinque glabra, nervis lateralibus 10—14 paris, supra subimpressis, subtus elevatis, a nervo principali parallele divergentibus, petiolo 1—4 mm longo vel omnino reducto, breviter villoso, dein glabrescenti, stipulis 2—4 mm longis deciduis. Flores in corymbis multifloris congesti, pedicellis bracteisque sparse villosis. Receptaculum subglabrum; sepala utrinque glaberrima; petala alba, oblonga, basi interne pilosiuscula. Stamina ca 20. Ovarium glabrum, biloculare. Styli 2, glabri, basi connati. Fructus globosus, subnitidus, lenticellis griseolis 8—10 mm in diam. obtectus.

Typus: Vietnam, prov. Hoang Liên són, Sapa, 2600 m, Nguyên tiêń Hiêp, n° 1 (holotypus — HN; LE) (рис. 2).

Affinitas. A *S. caloneura*, cui affinis est, sepalis utrinque glabris, stylis 2 (nec 5), ovario biloculari, a *S. rhamnoide* petalis basi interne pilosiusculis (nec glabris) et fructibus lenticellis obtectis differt.

Дерево средней величины или кустарник; ветки голые, с корой слегка блестяще-сероватой. Листья продолговато-эллиптические, острые или редко заостренные на верхушке, при основании почти клиновидные, по краю зубчатые, 8—10 см дл., 2—4 см шир., с обеих сторон голые; боковые жилки в числе 10—14 пар, сверху слегка вдавленные, снизу выступающие, параллельно от главной расходящиеся; черешки 1—4 мм дл. или полностью редуцированы, короткомохнатые, позднее оголяющиеся, прилистники 2—4 мм дл., опадающие. Цветки в многоцветковых щитках; цветоножки и прицветники рассеянно мохнатые; цветоложе почти голое; чашелистики с обеих сторон совершенно голые; лепестки белые, продолговатые, при основании изнутри слегка опушенные; тычинок около 20; завязь голая, 2-гнездная; столбики в числе 2, голые, снизу сросшиеся. Плод шаровидный, слегка блестящий, с сероватыми чечевичками, 8—10 мм в диам.

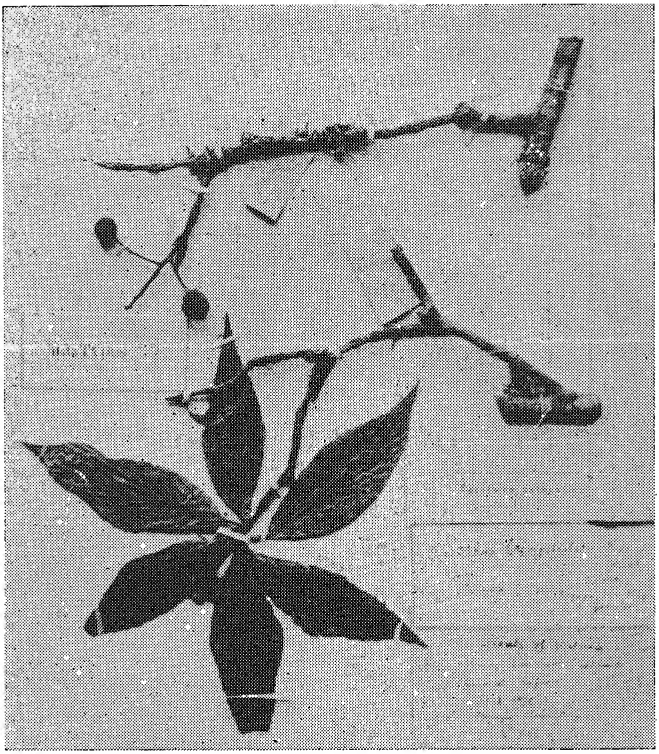


Рис. 2. Голотип *Sorbus brevipetiolata* (Nguyen Tien Hiep, N° 1).

Родство. От близкого вида *S. caloneura* отличается голыми с обеих сторон чашелистиками, 2 (а не 5) столбиками и 2-гнездной завязью; от другого близкого вида *S. rhamnoides* отличается при основании изнутри волосистыми (а не голыми) лепестками и плодами, несущими чечевички.

Во Вьетнаме встречается в провинции Хоанг Льен Шон (Hoang liên són) (рис. 1, *7*).

Вьетнам. Prov. de Lao Kay, Col. de Lo Qui Ho, près de Chapa, 2000 m, Pételot, n° 4789 (NY); ib., Poilane, n° 17 011 (K); ib., Nguyên tiến Hiep, n° 1 (HN).

Обитает в горных лесах на высоте 200 м над ур. м. Цв. X.

Общее распространение: эндемик.

8. *S. ligustrifolia* (Chev.) Vidal, 1968, Fl. Camb. Laos et Vietnam, 6 : 34. — *Pyrus ligustrifolia* Chev. 1942, Rev. Bot. Appl. 22 : 375. — Ic.: Vidal, 1968, l. c. : 31, tab. 4, *5*.

Lectotypus: Vietnam, prov. de Lao Kay; massif de Lo Sui Tong, près Chapa, 2200 m, Poilane, n° 12 667 (P).

Во Вьетнаме встречается в провинции Хоанг Льен Шон (Hoang liên són) (рис. 1, *8*).

Вьетнам. Prov. de Lao Kay: massif du Fan Tsi Pang, 2500—2800 m, Pételot, n° 7960 (P, HM); massif de Lo Sui tong, près Chapa, 2200 m, Poilane, n° 12667 (P, HM); ib., Tu, Tiep, Nhan, n° 33 (HN).

Общее распространение: КНР.

Примечание. Ранее этот вид считался эндемиком Вьетнама. Отсутствуют указания на сборы этого вида и в позднейшей монографии по китайским розовым (Yü, 1974). Нам, однако, удалось обнаружить в гербарии Кью один образец из Китая («Western China, 10 000 ft., Wilson, n° 34 960»). Таким образом, география вида несколько расширяется, а к флоре КНР следует добавить еще один вид.

ЛИТЕРАТУРА

Габриэлян Э. Ц. (1978). Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Brizicky G. K. (1968). *Sorbus* and the problem of generic tipification. J. Arn. Arb., 49, 4. — Hedlung T. (1901). Monographie der Gattung *Sorbus*. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl., 35, 1. — Kalkman C. (1973). The Malesian of the subfamily *Maloideae*. Blumea, 21, 2. — Rehder A. (1927). Manual of the cultivated trees and shrubs, ed. 1. — Rehder A. (1940). Manual of the cultivated trees shurbs, ed. 2. — Vidal J. E. (1968). Flora du Cambodge, du Laos et du Vietnam, 6. — Yü T. T. (1974). *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae—Maloideae*. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, 36. — Yü T. T., Kuan K. C. (1963). Taxa nova Rosacearum Sinicarum. Acta Phytotax. Sin., 8, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

Получено 28 VIII 1980.

УДК 581.526.45 (571.64)

К. Д. Степанова, Л. И. Рассохина

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ СООБЩЕСТВ *POLYGONUM SACHALINENSE* НА САХАЛИНЕ

K. D. STEPANOVA, L. I. RASSOKHINA. BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF THE COMMUNITIES OF *POLYGONUM SACHALINENSE* FROM SAKHALIN

Приводятся данные о биологической продуктивности наиболее южного варианта крупнотравья Дальнего Востока — сообществ горца сахалинского *Polygonum sachalinense* на Сахалине. Отмечены особенности флористического состава и строения травостоев, показана высокая продуктивность ценозов и структура фитомассы.

Материалы различных исследований дают основание считать, что для рационального использования и правильной реконструкции лугов важно изучение их биологической продуктивности (Базилевич, Родин, 1967; Родин и др., 1968). Необходимость таких работ особенно остро выявилась в последнее время, когда расширилось число исследований, связанных с реконструкцией лугов. Материалы по биологической продуктивности отдельных типов лугов приокеанических районов Дальнего Востока имеются только по Камчатской и частично Сахалинской областям (Зимина и др., 1966; Степанова и др., 1973, 1974). Значительно большее число публикаций, относящихся к этой территории, посвящено флористическому составу травостоев, вопросам классификации, биологии, химическому составу отдельных видов растений и растительных сообществ, а также вопросам реконструкции травостоев (Степанова, 1954, 1955, 1956, 1961, 1963, 1965; Степанова и др., 1971; Бутовский, 1960, 1968, 1970; Ярошенко П. Д., 1957, 1962, и др.; Ярошенко В. П., 1971).

В 1974—1975 гг. Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР изучал биологическую продуктивность сообществ горца сахалинского (*Polygonum sachalinense* Fr. Schmidt) на Сахалине. Исследование проводили на юго-западном побережье острова, в окрестностях северной части г. Холмска (Холмский р-н, земли Холмского опытного поля Сахалинской сельскохозяйственной опытной станции) и в Невельском р-не. Территория исследований входит в южно-сахалинскую климатическую область. Климат муссонный и находится под влиянием теплого Цусимского течения. Среднегодовая температура воздуха 4.3°. Здесь отмечаются наиболее теплые дни (для Сахалина), зима и лето, а также наибольшее число дней с туманами. Самый теплый месяц — август, холодный — январь. Годовое количество осадков 844 мм, бо́льшая их часть выпадает во второй половине лета. Высота снежного покрова 50—70, а в отдельные годы на защищенных участках достигает 100—150 см («Атлас Сахалинской области», 1967). По геоботаническому районированию А. И. Толмачева (1955), территория относится к юго-западному району подзоны темнохвойных лесов с примесью широколиственных пород. Здесь широко распространены сообщества, приуроченные к долинам рек, прибрежным склонам и морским террасам. Специальное исследование почв нами не проводилось. По материалам А. М. Ивлева (1965) и «Атласа Сахалинской области» (1967), поймы рек на Сахалине заняты пойменными аллювиальными почвами, отличающимися слабокислой реакцией pH 5.5—6.0 и обладающими высоким плодородием. Они богаты гумусом (4—6%), фосфором (15—17 мг на 100 г почвы), калием (15—30 мг).

Из большого числа сообществ *Polygonum sachalinense*, описанных в Холмском, Невельском и Анивском р-нах, нами выделены два сообщества белокопытниково-бодяково-горцевой ассоциации (Petasites amplus Kitam.+Cirsium weyrichii Maxim.+Polygonum sachalinense). Такие сообщества широко распространены, продуктивны и характерны для исследованной территории (см. рисунок). Исследования проводили в 1974 и 1975 гг. Изучаемые сообщества образованы 12 видами растений. В период максимального роста травостой достигает 3.5 м высоты. Его облик определяет вид-эдификатор — горец сахалинский. По биоморфологическим особенностям растения могут быть объединены в четыре группы: собственно крупнотравье, эфемероиды, средне-мелкостебельное разнотравье и злаки с осоками. В группу собственно крупнотравья входит вид-эдификатор *Polygonum sachalinense*, а также *Cirsium weyrichii*, *Petasites amplus*, *Urtica platyphylla* Wedd., т. е. виды с характерными признаками крупнотравья, но отмечаемые в качестве небольшой примеси при высоком классе встречаемости (X). Из группы эфемероидов обычны *Corydalis ambigua* Cham. et Schlecht., *Gagea nakaiana* Kitag., *Anemone flaccida* Fr. Schmidt, *A. raddeana* Regel.

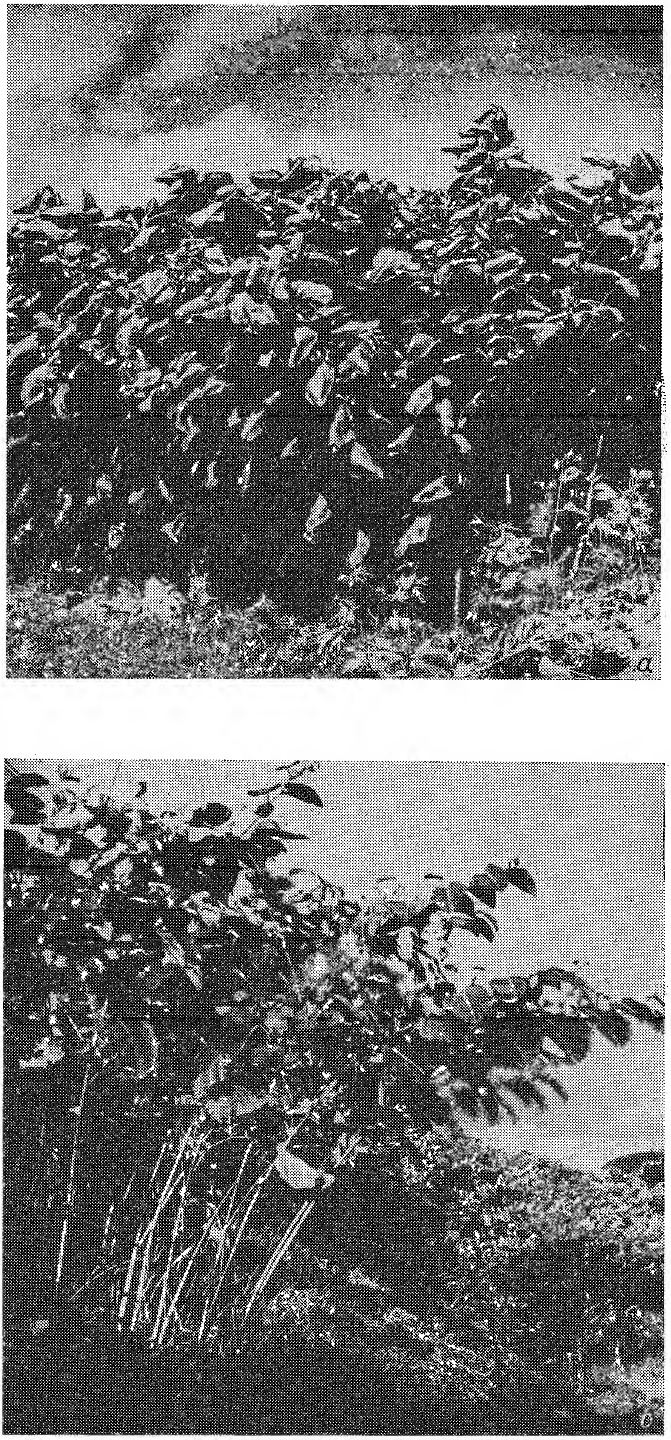
Все перечисленные виды характерны высокими классами встречаемости (IX—X). Растения группы средне-мелкостебельного разнотравья более разнообразны по видовому составу и встречаются реже. Так, с встречаемостью от IV по VII класс отмечаются *Equisetum komarovii* Iljin и от I по III класс — *Geum aleppicum* Jacq., *Rumex nipponicus* Franch. et Savat., *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. и др. Растения этой группы обычно малочисленны и имеют низкую встречаемость. Из злаков и осок отмечаются единичные особи *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. и *Carex sordida* Heurck et Muell. Arg. В исследованных сообществах отсутствует ярусность, но весной и осенью хорошо выражены сезонные пологи.[1]

Весенний полог обычно появляется в период отрастания побегов горца сахалинского. Образуют его отрастающие эфемероиды, ювенильные растения крупнотравья (особенно *Cirsium weyrichii* и *Anthriscus aemula* (Woronow) Schischk.), а также отдельные представители среднего и мелкостебельного разнотравья. Такой полог сохраняется в сообществе до образования горцем сахалинским сомкнутого травостоя, а затем растения погибают от недостатка света. Осенний полог образуется в период начала сбрасывания листьев горцем сахалинским за счет увеличения поступления света в травостой и связанным с ним вторичным отрастанием ювенильных растений крупнотравья (особенно *A. aemula*) и отдельных представителей среднего и мелкостебельного разнотравья, злаков и осок.

Исследования проводили общепринятыми методами. Надземную фитомассу определяли укосным методом, размер площадок 1 м^2, повторность пятикратная (Родин и др., 1968). Пробы брали в период максимальной

---

[1] Под ярусом мы понимаем элементы вертикального расчленения сообщества в соответствии с жизненной ролью тех или иных видов, а под пологом — элементы вертикального расчленения сообщества в каждый данный момент в соответствии лишь с относительными высотами растений (Ярошенко П., 1961).



Травостои *Polygonum sachalinense*. Фот. И. С. Квач.

а — Анивский р-н, пойма низкого уровня, *б* — Холмский р-н, пойма низкого уровня.

продуктивности травостоя (начало цветения видов эфемероидов). Количество фитомассы, образуемой весенним и осенним пологами, специально не учитывалось, так как вес ее не превышает 3% от веса общей фитомассы, образуемой сообществами в период максимальной ее продуктивности.

Подземную фитомассу учитывали методом монолитов (Шалыт, 1960). Монолиты взяты до глубины залегания корневых систем (90—100 см) послойно (через 20 см). Размер учетных монолитов 50×50×20. Пробы подземной фитомассы отбирали осенью, в период отмирания побегов крупнотравья, когда масса корней достигает максимума (Родин и др., 1968). Мертвые растительные остатки в подземной части выделяли визуально при разборе монолитов, повторность 3-кратная. Учитывая небольшое количество повторностей (надземная 5, подземная 3), погрешность материала определяли относительной ошибкой в процентах. При определении надземной фитомассы максимальная ее величина составляла 3.0, подземной — до 8.5%. За количество опада надземной части принята ежегодно отмирающая надземная фитомасса, подземной — $^1/_3$ общего запаса подземной фитомассы (Родин и др., 1968). Учет подстилки проводили осенью в период взятия проб подземной фитомассы. Размер пробных площадок 0.25 м^2, повторность 10-кратная.

В исследованных сообществах отсутствует ветошь, так как большой снежный покров и ветры способствуют тому, что отмершие стебли растений падают на поверхность почвы и фактически переходят в подстилку. Учитывая это, в подстилке мы выделяли две фракции — сухие растительные остатки (можно различить отдельные части растения) и полуразложившуюся органику (отдельные части растений выделить невозможно).

За годичный прирост надземной фитомассы принят вес фитомассы, нарастающий за вегетационный период, а подземной — 30% от общего количества подземной фитомассы (Родин и др., 1968). Индекс интенсивности разложения опада рассчитан по отношению подстилки к опаду.

Отмечено, что в условиях западного побережья Сахалина сообщества весьма продуктивны, дают 69.5 и 68.2 абс. сух. вещества с годичным приростом соответственно 32.4 и 31.8 т/га (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика фитомассы сообществ горца сахалинского на Сахалине (в числителе — т/га абс. сух. вещества, в знаменателе — процент)

Местоположение участков и годы исследований	Общая фитомасса								Годичный прирост
	всего	надземная часть				подземная часть			
		всего	листья	стебли	соцветия	всего	корневища	корни	
Невельский р-н, пойма низкого уровня, 1974 г.	$\frac{69.5}{100.0}$	$\frac{16.5}{23.7}$	$\frac{4.5}{6.5}$	$\frac{11.6}{16.7}$	$\frac{0.4}{0.5}$	$\frac{53.0}{76.2}$	$\frac{48.0}{63}$	$\frac{5.0}{13.2}$	32.4
Холмский р-н, пойма низкого уровня, 1975 г.	$\frac{68.2}{100.0}$	$\frac{16.2}{23.8}$	$\frac{4.2}{6.2}$	$\frac{11.7}{17.2}$	$\frac{0.3}{0.4}$	$\frac{52.0}{76.2}$	$\frac{44.0}{64.6}$	$\frac{8.0}{11.6}$	31.8

Сравнивая полученные данные с материалами исследований других луговых ценозов, необходимо отметить близость их к пойменным лугам разливов бессточных рек южного Казахстана (на примере лугов р. Чу) — травостой с *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., некосимый вариант, при длительном и умеренном затоплении. Их фитомасса оценивается в 75.4 т/га возд.-сух. вещества (Демина и др., 1973). Для структуры фитомассы исследованных сообществ характерно значительное превышение подземной их части над надземной. Так, отношение надземной фитомассы к подземной выражается как 1 : 3. Такое соотношение отмечается во многих луговых ценозах (Матвеева, 1974; Матвеева и др., 1971) и обычно в местообитаниях, сравнительно благоприятных для жизни растений. Говоря о структуре надземной фитомассы, необходимо отметить, что в исследованных сообществах листья занимают 6.5 и 6.2% от веса общей фитомассы, по весу же количество их превышает 4 т/га абс. сух. вещества (табл. 1), что свидетельствует о значительной мощности и объеме фотосинтезирующего аппарата сообщества (Базилевич, Родин, 1971).

В подземной фитомассе преобладают корневища. Они составляют 63 и 64.6% от общего количества фитомассы сообществ и играют существенную роль в жизни крупнотравья, обеспечивая необходимыми питательными веществами отрастающие побеги в ранний период роста, поэтому вегетация крупнотравья обычно начинается сразу после схода снега (Прохорова, 1971). В сообществах горца сахалинского, несмотря на огромную вегетативную массу, обычно не накапливается большого количества подстилки (табл. 2). Индекс интенсивности разложения опада здесь равен 0.4—0.8 и оценивается VII—VIII баллами, а биологический круговорот характеризуется как интенсивный.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика опада и мертвого органического вещества сообществ горца сахалинского на Сахалине, т/га абс. сух. вещества

Местоположение участков и годы исследований	Мертвое растительное органическое вещество				Опад			Индекс интенсивности разложения опада
	всего	в подземной части сообществ	в подстилке		всего	надземный	подземный	
			сухие растительные остатки	полуразложившаяся растительная органика				
Невельский р-н, пойма низкого уровня, 1974 г.	15.8	2.3	10.5	3.0	34.2	16.5	17.4	0.8
Холмский р-н, пойма низкого уровня, 1975 г.	13.9	2.1	9.4	2.4	33.5	16.2	17.3	0.4

Разбирая вопросы биологической продуктивности сообществ горца сахалинского, необходимо отметить, что один из существенных вопросов в исследовании крупнотравья Дальнего Востока — выяснение причин его высокой продуктивности. На Сахалине такие исследования много лет проводила Т. А. Зимина. В итоге работы она пришла к выводу, что интенсивный рост и высокая продуктивность крупнотравья определяются двумя группами факторов: внутренними (генетические особенности, большая площадь листа, продолжительная вегетация, высокая оводненность, большое количество хлорофилла, высокие интенсивность фотосинтеза и активность ферментов и др.) и внешними (высокая водообеспеченность, плодородие и биологическая активность почв, умеренное тепло и микроэлементы — Зимина и др., 1966; Зимина, 1976). По-видимому, вряд ли можно отрицать какую-то роль перечисленных факторов в жизни растений вообще, но совершенно права В. В. Пономарева (1971 : 24), отмечающая, что «ни один из перечисленных факторов не проявил себя как особый, специфичный для крупнотравья».

Пытаясь выделить из большого перечня факторов, влияющих на рост и развитие травянистой растительности, основное — характерное только для крупнотравья, В. В. Пономарева обращает внимание на минеральное питание. Она считает, что по своей экологии луговые ценозы вообще формируются только там, где обеспечено аллохтонное минеральное питание за счет паводковых вод, морской импульверизации солей или сноса продукта распада горных пород по склонам гор. По В. В. Пономаревой, крупнотравье — реакция растительного мира на особые, очень влажные и в то же время химически очень богатые условия обитания, которые можно встретить лишь в горных и приморских или островных странах. В то же время известно, что минеральное питание — одно из решающих условий жизни растений вообще, а также и то, что в одинаково благоприятных условиях не все виды растений достигают таких огромных размеров. Наши исследования показали, что для всех видов крупнотравья характерна своеобразная жизненная форма, отличающаяся наличием мощно развитых органов запаса продуктов фотосинтеза (корневища, корни, каудекс), которые позволяют растениям легко переносить недостаток элементов питания в почвах весной, а это в свою очередь дает им возможность рано отрастать, быстро образовывать большую листовую поверхность и рано обеспечивать интенсивный фотосинтез. При систематическом использовании травостоев крупнотравья сокращается количество корневищ и происходит уменьшение продуктивности сообществ, а также основных, характерных для крупнотравья признаков — мощность и высота растений; при этом сообщества деградируют (Щербова, Степанова, 1971).

Учитывая изложенное, основной причиной высокой продуктивности крупнотравья, по-видимому, следует считать биологические особенности отдельных видов растений, позволяющие при сочетании определенных условий влажности, минерального питания и теплового режима обеспечивать высокую продуктивность.

В заключение необходимо отметить, что исследованные нами сообщества горца сахалинского следует рассматривать как наиболее южный вариант крупнотравья Дальнего Востока. Они отличаются высокой продуктивностью, интенсивным биологическим круговоротом, но при систематическом использовании травостоя легко деградируют и не могут рассматриваться как надежный источник кормов, больше того, в районах Дальнего Востока они требуют охраны как оригинальные, древние растительные сообщества, отличающиеся необычно крупными размерами растений и своеобразной структурой травостоев.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Сахалинской области. (1967). М., Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. — Базилевич Н. И., Родин Л. Е. (1967). Картосхемы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши земли. Изв. ВГО, 99, 3. — Базилевич Н. И., Родин Л. Е. (1971). Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР). В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., Наука. — Бутовский Б. Г. (1960). К истории изучения дикорастущих кормовых растений на Сахалине. Тр. СахКНИИ АН СССР, 9. Южно-Сахалинск. — Бутовский Б. Г. (1968). Химический состав некоторых дикорастущих кормовых растений Сахалина и Курильских островов. Растит. ресурсы, 4, 4. — Бутовский Б. Г. (1970). Дикие и одичавшие кормовые растения Сахалина и Курильских островов. Л., Наука. — Демина О. М., Харламова Э. И., Янгалова Л. К. (1973). Стационарные исследования луговой растительности в низовьях р. Чу. Бот. ж., 58, 6. — Зимина Т. А. (1976). Особенности биологии овощных культур на Сахалине. Новосибирск, Наука. — Зимина Т. А., Насонова С. В., Тен Хак-Мун, Федорова Л. В. (1966). О росте и экологии некоторых представителей сахалинского крупнотравья. В кн.: Растения и факторы внешней среды. Тр. СахКНИИ АН СССР, 17. Южно-Сахалинск. — Ивлев А. М. (1965). Почвы Сахалина. М., Наука. — Матвеева Е. П. (1974). Биологическая продуктивность лугов СССР (равнинная часть). Растит. ресурсы, 10, 4. — Матвеева Е. П., Понятовская В. М., Сырокомская И. В. (1971). Биологическая продуктивность наиболее распространенных типов лугов советской Прибалтики. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., Наука. — Пономарева В. В. [при участии Т. А. Плотниковой, Бирюковой А. И., Пылевой М. И.] (1971). Некоторые особенности почвообразования на о. Сахалин и вопросы экологии луговых трав. Почвоведение, 10. — Прохорова З. А. (1971). Биологическая продуктивность охристых вулканических почв Камчатки в их естественном залегании и при освоении. В кн.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Родин Л. Е., Базилевич Н. И., Ремезов Н. П. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., Наука. — Степанова К. Д. (1954). О растительности лугов южного Сахалина. Сообщ. Сахал. фил. АН СССР. Южно-Сахалинск. — Степанова К. Д. (1955). Луга южной части Сахалина. М.; Л., Изд. АН СССР. — Степанова К. Д. (1956). Луговая растительность и закономерности ее распределения. В кн.: Растительный покров Сахалина. Географ. сб., 8. М.; Л. — Степанова К. Д. (1961). Луга острова Сахалина и вопросы их улучшения. М.; Л., Изд. АН СССР. — Степанова К. Д. (1963). О химическом составе и кормовой ценности основных луговых растений равнинных областей Камчатки. В кн.: Природные условия и районирование Камчатской области. М., Изд. АН СССР. — Степанова К. Д. (1965). Луга полуострова Камчатки. Владивосток. — Степанова К. Д., Морозов В. Л., Рассохина Л. Н. (1974). Структура и продуктивность сообществ вейника Лангсдорфа в Камчатской области. Тез. докл. VI Всес. симп. «Биологические проблемы севера» (ботаника и растительные ресурсы). Якутск. — Степанова К. Д., Щербова М. А., Качура Н. Н. (1971). К химическому составу и кормовой ценности травостоев главнейших типов лугов Камчатки. В кн.: Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Степанова К. Д., Щербова М. А., Морозов В. Л., Рассохина Л. И. (1973). Продуктивность сообществ крупнотравья в Камчатской области. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. (Материалы V Всес. симп. «Биологические проблемы Севера»). Магадан. — Толмачев А. И. (1955). Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л., Изд. АН СССР. — Шалыт М. С. (1960). Изучение подземных частей компонентов растительных сообществ. Полевая геоботаника, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Щербова М. А., Степанова К. Д. (1971). К вопросу использования крупнотравья. В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Ярошенко В. П. (1971). К вопросу улучшения естественных лугов Камчатки. В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока, 1. Владивосток. — Ярошенко П. Д. (1953). Основы учения о растительном покрове. М., Наука. — Ярошенко П. Д. (1957). К вопросу классификации лугов. Тез. докл. делегатов съезда ВБО, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ярошенко П. Д. (1962). Сенокосы и пастбища Приморского края. М.; Л., Изд. АН СССР.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 3 II 1979.

УДК 582.33

Р. Н. Шляков

LOPHOZIA LONGIFLORA (HEPATICAE) — ЧАСТЫЙ КОМПОНЕНТ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

R. N. SHLYAKOV. *LOPHOZIA LONGIFLORA (HEPATICAE)* — A FREQUENT COMPONENT OF PLANT COMMUNITIES

Описывается печеночник *Lophozia longiflora*. Показано, что ему идентична *L. guttulata*, или *L. porphyroleuca*. Несмотря на выявленное широкое распространение вида, особенно в северных районах СССР, как при геоботанических описаниях, так и при бриофлористических исследованиях он отмечается редко, так как смешивается с другими видами. Указываются признаки гаметофора, характеризующие вид и отличающие его от видов, с которыми его смешивают.

Как нам стало ясно в процессе изучения печеночников севера СССР, к числу примерно трех десятков печеночников, наиболее часто встречающихся в растительных сообществах тундровой и таежной зон, принадлежит вид, известный как *Lophozia porphyroleuca* Schiffn. (Müller, 1954; Arnell, 1956; Зеров, 1964; Schuster, 1969), или *L. guttulata* (Lindb. et Arnell) Evans (Савич, Ладыженская, 1936; Grolle, 1968). Однако существующее ныне понимание этого вида и имеющиеся в литературе сведения об его морфолого-анатомических признаках, а отсюда и об его экологии и распространении нуждаются в серьезных коррективах.

В известной мере понимание вида связано с вопросом о его номенклатуре. R. Grolle (1968) установил, что наиболее распространенное в последнее время название *L. porphyroleuca* должно быть отвергнуто как незаконное

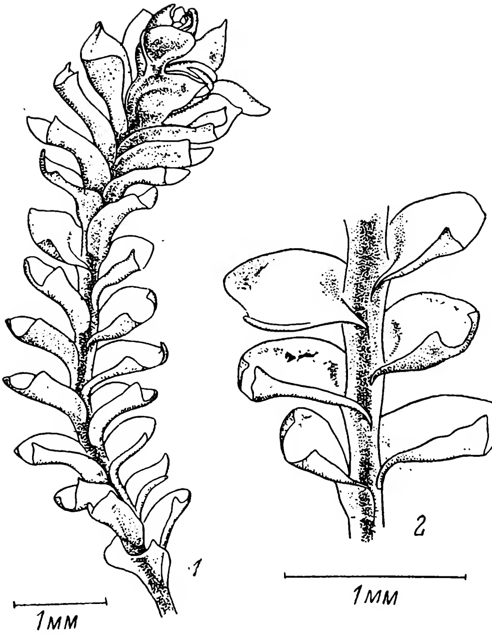


Рис. 1. *Lophozia longiflora*, растения одного из аутентичных образцов *Jungermannia longiflora* (средняя форма).

1 — архегониальное растение с недоразвитым периантием, *2* — средняя часть стерильного побега.

и неправильное, так как его базионим — *Jungermannia porphyroleuca* Nees (Nees von Esenbeck, 1836) — дан взамен ранее действительно обнародованных названий *J. ehrhartiana* Web. и *J. dubia* Web., относящихся к другим видам, прежде всего к *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dum. Однако, как нам пришлось убедиться, и название *L. guttulata* (Grolle, 1968) не является правильным, поскольку у вида есть значительно более ранний законный эпитет. Изучив аутентичные образцы бывшего для нас неясным вида *L. longiflora* (Nees) Schiffn. (*Jungermannia longiflora* Nees),[1] мы выяснили, что при известных физиономических различиях между этими образцами все они характеризуются теми же основными признаками, что и обычные формы *L. guttulata*, обитающие на гниющей древесине. От последних они отличаются лишь несколько большими размерами (рис. 1, *1*, *2*; ср. Шляков, 1974а, рис. 2, *1*), часто — более широкими листьями с более мелкой вырезкой (рис. 2, *7*) и иногда более мелкими угловыми утолщениями стенок клеток. Как видно из дальнейшего изложения, все эти отличия объясняются экологическими условиями обитания и имеют фенотипический характер. Следовательно, *L. longiflora* и *L. guttulata* представляют собой один вид. Это означает, что за ним должно быть закреплено первое название, базионим которого законно опубликован за 53 года до второго (в 1836 и в 1889 гг.).

В связи с этим необходимо остановиться на признаках *L. longiflora*. Устойчивые признаки вида — как его форм с гниющей древесины, т. е. *L. guttulata*, или *L. porphyroleuca* в традиционном понимании, так и напочвенных форм, к которым относится и бо́льшая часть аутентичных образцов *L. longiflora*, — частично даны нами ранее (Шляков, 1974а).[2]

Наиболее специфический признак вида — характер прикрепления листьев: задняя (брюшная) часть листа в основном прикреплена косо, сбегающе (только узкий край прикреплен едва косо или почти поперечно), тогда как передняя часть — значительно менее косо, нередко почти поперечно (рис. 2, *1—3*), причем между задней и передней частями линия прикрепления образует закругленный тупой угол, а передний край обычно коротко и узко низбегает по стеблю (на короткостебельных, очень

---

[1] 6 аутентичных образцов вида были получены нами из гербария Института ботаники Страсбургского университета (Institut de Botanique de la Faculté des Sciences de Strasbourg), где хранится гербарий Nees von Esenbeck. Куратору гербария г-ну Е. Карр мы выражаем глубокую благодарность.

[2] К *L. longiflora* должны быть отнесены и *L. guttulata*, и указываемая в статье *L. fauriana* Steph., с которой мы предположительно отождествляли нашу *L. guttulata* var. *lapponica*. В действительности же *L. fauriana* не отличается от типичной *L. guttulata*, а var. *lapponica* представляет собой лишь крайнюю форму *L. longiflora* (выраженная в статье уверенность в видовой самостоятельности var. *lapponica* связана с неточной характеристикой в литературе стенки коробочки у видов рода *Lophozia* s. str., которой, как оказалось, не соответствует строение у многих растений *L. longiflora* вообще); см. также: Шляков, 1975а.

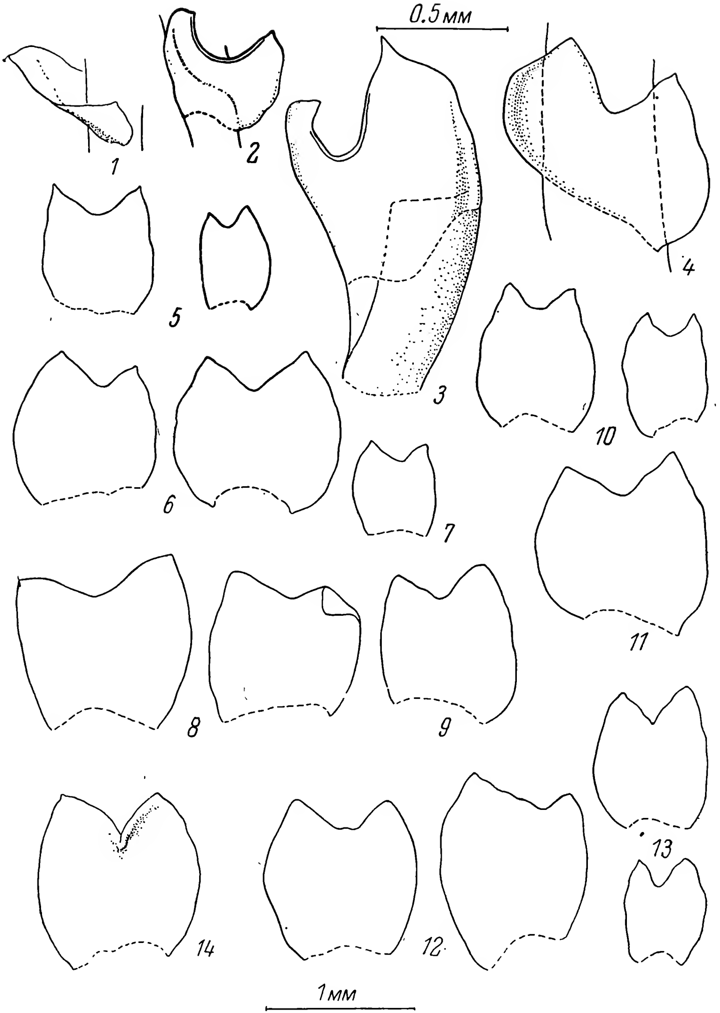


Рис. 2. Листья некоторых видов рода *Lophozia*.

1—3 — *Lophozia longiflora*, прикрепление листьев (полусхема): *1* — вид со спинной стороны; *2*, *3* — вид с боков (в *3* эпидермис стебля отслоился); *4* — *L. wenzelii*, прикрепление листа (вид с боку); *5—13* — *L. longiflora*, стеблевые листья: *5* — растения с гниющей древесины, типичной формы var. *guttulata* (окр. г. Апатиты, Р. Ш., № 226, 1966); *6* — основного побега растения с гниющей древесины с влажного места из смешанного разнотравного леса (Р. Ш., № 42, 1976); *7* — ветви того же растения; *8*, *9* — аутентичный образец *Jungermannia longiflora*, средней формы; *10* — то же, узколистной формы, *11* — то же, широколистной формы; *12*, *13* — разные особи с болота из окр. пос. Алакуртти; *14* — верхний стеблевой лист. Масштабная линейка *внизу* — к *1*, *2*, *5—14*; *вверху* — к *3*, *4*.

густо облиственных побегах низбегание часто не заметно, а у рыхло облиственных форм в низбегающей части линия прикрепления почти сливается с остальной передней ее частью). С этим связано своеобразное расположение листьев, которые на спинной стороне побегов основанием рыхло облегают стебель, так что между стеблем и основанием листа здесь видно более или менее четкое полуворонковидное углубление; выше листья постоянно более или менее отогнуты назад (рис. 2, *1—3*; ср. рис. 1, *1*, *2*). Эта особенность вида, отличающая его от остальных представителей рода, кроме *L. ascendens* (Warnst.) Schust., и в частности от *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. и *L. wenzelii* (Nees) Steph. (рис. 2, *4*), правильно отмечена для *L. guttulata* Л. И. Савич-Любицкой (Савич, Ладыженская, 1936 : 165), которая пишет, что листья «наполовину обхватывающие стебель».[3]

---

[3] В основном сбегающим прикреплением задней части и почти поперечным — передней характеризуются и листья *L. groenlandica* (Nees) Macoun. Но у последнего вида линия прикрепления, кроме отогнутого назад краевого брюшного участка, плавно дуговидно согнута. В связи с этим листья на передней стороне побегов не облегают

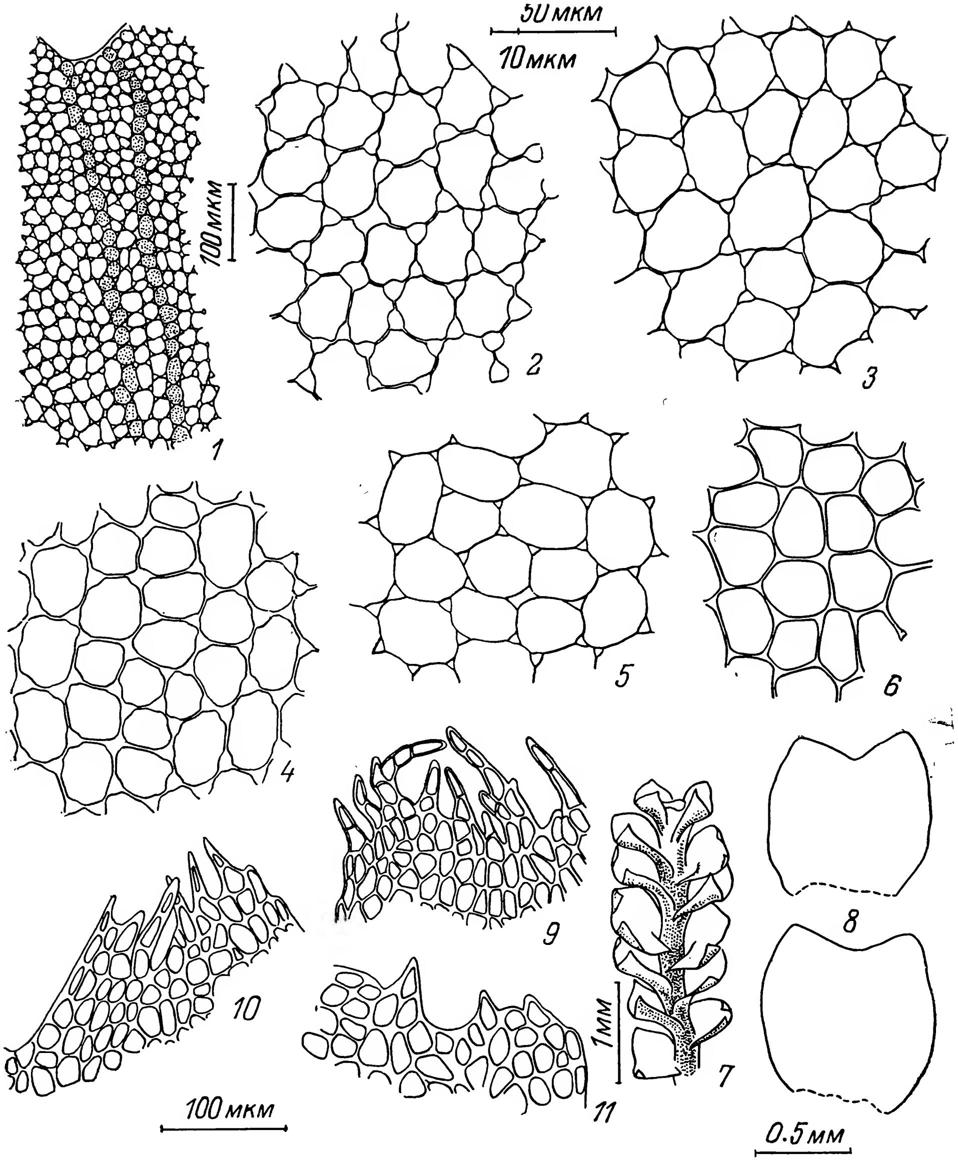


Рис. 3. Клеточная сеть и листья *Lophozia longiflora*.

1 — клетки средней по ширине части листа (затемнены краевые клетки средних рядов, направленных к вырезке); *2—6* — клетки средних частей листьев: *2*, *3* — аутентичных образцов (*2* — одного из листьев, изображенных на рис. 2, *8*, *9*; *3* — листа, изображенного на рис. 2, *10*); *5* — растения с гниющей древесины из влажного тенистого леса с заповедной территории Полярно-альпийского ботанического сада (Р. Ш., № 2, 1978); *6* — растения с валежника ели в елово-березовом разнотравном лесу на юго-западе Мурманской обл. (Р. Ш., № 212, 1972); *7* — облик растения промежуточной формы между var. *longiflora* и var. *guttulata* (Р. Ш., № 230, 1966); *8* — листья той же формы; *9* — край периантия растения с гниющей древесины (№ 229, 1966); *10* — край периантия образца № 230, 1966; *11* — край периантия растения с заторфованной скалы (тип *L. guttulata* var. *lapponica* Schljak., юго-запад Мурманской обл., Р. Ш. № 102, 1972).

Другим важным признаком является расположение клеточных рядов в листьях: от довольно широкой средней части основания листа клетки в почти параллельных, но часто искривленных или нечетких рядах [4]

стебель, а с боков между стеблем и основанием листьев образуются небольшие углубления. Правда, у этого вида встречаются формы с листьями, рыхло прилегающими к стеблю и на передней стороне, но в этих случаях они в отличие от *L. longiflora* прилегают по всей длине.

[4] Под нечеткими мы подразумеваем ряды, в которых вышележащая клетка несколько смещена вбок по отношению к нижележащей, либо в результате неравномер-

направлены вдоль него или немного косо до самой вырезки (рис. 3, *1*); при этом ряды в верхней части листа, направленные в лопасти, более или менее отграничены от продольных рядов. Такое направление клеточных рядов отличает *L. longiflora* от видов секции *Lophozia* (Шляков, 1974а), у которых ряды от средней части основания более или менее расходятся и в верхней части загибаются в лопасти. Последнее относится, в частности, к *L. ventricosa*, с которой R. Schuster (1969) объединяет *L. longiflora*.

Характерным признаком вида являются сильно колленхиматические клетки листьев, обычно с узловатыми утолщениями стенок (рис. 3, *2—4*), хотя на очень влажных и особенно затененных местах он может быть не выражен (рис. 3, *5*, *6*).

Устойчивый признак вида — специфическая форма архегониальных покровных и верхних стеблевых листьев, расположенных под покровными: они имеют почти яйцевидные лопасти, разделенные острой или иногда закругленной вырезкой с отогнутыми внизу краями, обычно образующими здесь складку (рис. 2, *14*). Стеблевые листья имеют, как правило, почти одинаково, несильно выпуклые боковые края (рис. 2, *6*, *8—13*) и хотя бы слабо, чаще почти одинаково выпуклые внутренние края лопастей.[5] В связи с тем, что листья в нижней части прилегают к стеблю, а выше отстоят, на препарате они в большинстве случаев в средней по длине части выпуклые (середина листа лежит выше, чем основание и верхушка).

В норме почти симметричные листья с примерно одинаково выпуклыми краями и с почти одинаковыми лопастями, кроме иного направления клеточных рядов, отличают этот вид от *L. ventricosa*, с которой его наиболее часто смешивают (достаточно сказать, что из 22 образцов Шведского естественно-исторического музея из северных частей Швеции, определенных как *L. ventricosa*, 8 принадлежат к *L. longiflora*). От *L. wenzelii* вид отличается (опять-таки, кроме иного направления клеточных рядов) листьями чаще со слабовыпуклыми краями и с наибольшей шириной, ниже и частично около середины или, наоборот, в верхней части (у *L. wenzelii* наибольшая ширина расположена немного выше или частично около середины, но не ниже и не в верхней части).

Довольно постоянным признаком является пурпурово-, карминно- или буровато-красная, в старых частях до почти черной окраска брюшной стороны стебля и сходная, но более светлая окраска брюшной части листа близ его основания, а также красноватая окраска большей части периантия (добавим, что периантии у этого вида встречаются особенно часто). Присутствие красной окраски в этих частях наряду с иным характером роста (отсутствие прямостоячих побегов, несущих выводковые почки) отличает *L. longiflora* от близкой к ней *L. ascendens*, встречающейся значительно реже и только на гниющей древесине.

Что касается таких признаков, считающихся отличительными для *L. guttulata* или *L. porphyroleuca*, как сравнительно узкие листья с шириной, составляющей не более 0.95 длины (Arnell, 1956; Schuster, 1969), разделенные глубокой, прямоугольной или тупой вырезкой, равной ($^1/_5$) $^1/_4$—$^1/_3$ длины листа (Arnell, 1956; Schuster, 1969) или даже более $^1/_3$ ее (Зеров, 1964), на острые, треугольные или широкотреугольные лопасти, как зубчато-реснитчатое устье периантия с зубцами и ресничками в 2—4 (5) клеток длиной, некоторые из признаков не являются сколько-нибудь устойчивыми.

ных делений на отдельных участках одной клетке продольного ряда соответствуют две или вклиниваются клетки, вытянутые в другом направлении. Нечеткость рядов не нарушает свойственное виду направление их, поскольку в любом случае они направлены не в лопасти, а к вырезке.

[5] Выпуклыми являются края, имеющие вид дуговидной или сходной с ней кривой линии, хорда которой находится внутри листа (или лопасти); при вогнутых краях хорда расположена вне листа (лопасти).

Даже у растений с гниющей древесины, т. е. из типичных для *L. guttulata* мест обитания, ширина листьев может заметно превышать длину. С этой точки зрения интерес представляют растения, собранные нами близ г. Апатиты Мурманской обл. на валежнике ели, на влажном месте в смешанном разнотравном лесу (№ 42, 13 VII 1976). Хотя ширина листьев их основных побегов заметно превышает длину (рис. 2, *6*), сомнения в тождественности их с *L. guttulata* быть не может: во-первых, на несколько более сухих местах на валежнике здесь же произрастает типичная *L. guttulata*; во-вторых, листья ветвей имеют типичную для нее форму (рис. 2, *7*; ср. рис. 2, *5*). Вместе с тем листья на рис. 2, *6* по существу не отличаются от листа одного из аутентичных образцов *L. longiflora*, изображенного на рис. 2, *11*. Необычная для *L. guttulata* форма листьев здесь объясняется несомненно особо благоприятными условиями для роста растений, именно повышенной влажностью валежника при достаточном богатстве питания. Не менее четко видна зависимость формы листьев от условий роста, а отсюда и от степени развития разных особей из одной дерновинки с почти олиготрофного болотца из района пос. Алакуртти (юго-запад Мурманской обл.), где *L. longiflora* растет в качестве примеси к видам рода *Sphagnum* (№ 192, 1 VII 1971). Здесь у более мощной особи листья (рис. 2, *12*) примерно соответствуют листьям наиболее типичного образца из аутентиков *L. longiflora* (рис. 2, *8*, *9*), тогда как у слаборазвитой имеют форму, характерную для *L. guttulata* (рис. 2, *13*). Сравнительно мощной, пышно развитой формой *L. longiflora* и является наша *L. guttulata* var. *lapponica* (Шляков, 1974б; ср. Шляков, 1974а, рис. 2, *5*). У нее, как и у некоторых растений типовых образцов *L. longiflora*, ширина листьев часто превышает длину, вырезка может быть значительно меньше $^1/_5$ их длины, а устье периантия имеет короткие одноклеточные зубцы. Не является чуждой *L. longiflora* и вогнутость листьев, особенно у ее широколистных форм; но вогнутость эта в отличие от этого признака *L. wenzelii* выражена не по всей длине, а лишь в верхних $^2/_2$—$^3/_4$ ее, поскольку нижняя часть листа облегает стебель. Не является очень редким и довольно обильное развитие выводковых почек, наличие которых Schuster (1969 : 554) считает чуть ли не критерием принадлежности растений к другим видам. Это можно видеть, в частности, на рис. 214, *3* в указанной работе Schuster, на котором, как и на рис. 214, *6—8* под «*L. wenzelii*, „*confertifolia*“ phase» несомненно изображена форма *L. longiflora*, близкая к «*L. porphyroleuca*».

Хотя в литературе для *L. longiflora* и *L. guttulata* указываются разные размеры клеток (по Schuster, длина в середине листа равна соответственно (25) 28—36 и 24—30 мкм, а ширина — 24—30 (32) и (19) 21—25 мкм), в действительности у широколистных форм типа *L. guttulata* размеры их соответствуют даваемым для *L. longiflora*: длина до 35—37, а ширина — до 33—35 мкм.

Особо нужно остановиться на признаках спорофита *L. longiflora*. Для стенки коробочки видов подрода *Lophozia* (=*Dilophozia* K. Müll.), т. е. в нашем понимании рода *Lophozia* s. str., K. Müller (1954 : 543, 647) дает такую характеристику: «клетки наружного слоя лишь незначительно толще клеток внутренних слоев». Это повторяет и Schuster (1969 : 491). Хотя у Müller это иллюстрируется срезом стенки коробочки *L. longiflora* (fig. 199), в действительности такое соотношение толщины слоев стенки не является не только постоянным, но и преобладающим у *L. longiflora*.

Нами изучены срезы стенки коробочек у ряда образцов разных форм *L. longiflora*, в частности образцов из Мурманской обл. (как обычных форм с гниющей древесины типа *L. guttulata*, так и типа *L. longiflora* s. str.); образцов *L. fauriana* Steph. из гербария Стефани; [6] одного из аутентичных образцов *L. longiflora*. И в большинстве случаев вне зависимости от принадлежности растений к той или иной форме толщина наружного слоя стенки оказалась примерно вдвое более толщины внутренних слоев ее (16—20, редко 14, против 7—10 мкм). К этому нужно добавить, что клетки внутреннего слоя стенки имеют не полные, как указывает для *Lophozia* s. str. Schuster, а в основном неполные полукольчатые и L-образные утолщения.

---

[6] Образцы получены нами из гербария Института систематики растений Женевского университета (Conservatoir et Jardin Botanique, Institut de Botanique systématique de l'Université, Genève (G), руководству которого мы приносим глубокую благодарность.

Обращают на себя внимание приводимые в литературе (Müller, 1954; Schuster, 1969) разные размеры спор и элатер у *L. longiflora* и у *L. guttulata* (споры соответственно 14—16 и 8—10 мкм в диам., элатеры 7—9 и 6—7 мкм толщ.). Однако в коробочках просмотренных нами образцов мы не нашли спор менее 10—11 мкм в диам. При этом у растений с гниющей древесины диаметр спор варьирует, как правило, в пределах 11—13 мкм, у более крупных растений — до 15 мкм; у крупных растений типа var. *lapponica*, т. е. *L. longiflora* s. str., он равен (14) 15—17 (18) мкм. Толщина элатер у всех растений равна не 6—7, а 8—9 (10) мкм.

Важно отметить, что встречаются растения с комбинацией признаков, указываемых для *L. longiflora* и для *L. guttulata*. Кроме упомянутых выше растений из района г. Апатиты, там же, в заболоченном сосновом лесу, нами собраны растения (№№ 229, 230, 1966) с побегами всего 2—5 мкм дл. и 0.5—1 мм шир., но с признаками *L. longiflora*: ширина листьев равна или превышает длину; клетки их 27—30 мкм шир. (рис. 3, *7*, *8*). На болотах встречаются растения, длина листьев которых заметно превышает ширину, но листья разделены не более чем на $^{1}/_{4}$ длины, а клетки их со сравнительно небольшими утолщениями стенок. Нет прямой связи между формой и величиной листьев, толщиной стенок их клеток и характером края периантия. Правда, у крайних форм, соответствующих *L. guttulata* и *L. longiflora* s. str., край резко различен (ср. рис. 3, *9* и *11*). Однако нередки промежуточные формы края с 1—2-клеточными то острыми, то тупыми зубцами. Подобный край имеют, в частности, вышеупомянутые растения из заболоченного леса в районе г. Апатиты (№№ 229, 230) — см. рис. 3, *10*, поэтому вид *L. longiflora* лишь условно может быть разделен на две разновидности.

Var. *longiflora*. — *Lophozia guttulata* (Lindb. et Arnell) Evans var. *lapponica* Schljak., Нов. сист. низш. раст. 11, 1974 : 351. — Растение средних размеров (стерильные побеги (1) 1.5 мм шир. и более). Листья чаще с шириной, едва меньшей или превышающей длину, разделенные на $^{1}/_{10}$—$^{1}/_{5}$ ($^{1}/_{8}$) длины, часто с тупыми лопастями. Устье периантия только с короткими, одноклеточными, обычно тупыми зубцами. Напочвенные формы вида, встречающиеся и на болотах и на заторфованных скалах.

Var. *guttulata* (Lindb. et Arnell) Schljak., Печен. мхи Севера СССР, 3, 1980 : 103. — *Jungermannia guttulata* Lindb. et Arnell, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 23, 5, 1889 : 51. — Растение мелкое (стерильные побеги до 1.2—1.5 мм шир.). Листья с шириной не более 0.95 длины, разделенные на ($^{1}/_{7}$) $^{1}/_{4}$—$^{1}/_{3}$ длины, лопасти их острые, островатые или короткозаостренные. Устье периантия с короткими зубцами и 2—4 (5)-клеточными ресничками. Формы, обитающие на гниющей древесине.

Надо сказать, что наш вывод об идентичности *L. longiflora* и *L. guttulata* не является совершенно новым: V. Schiffner (1903) и A. Evans (1908 : 189) не исключали возможности того, что *L. longiflora* представляет собой лишь форму *L. porphyroleuca*, т. е. *L. guttulata* (хотя с точки зрения современных правил номенклатуры нужно говорить, наоборот, о *L. guttulata* как форме *L. longiflora*).

Приводим синонимику вида.

Lophozia longiflora (Nees) Schiffn., Lotos, 51, 1903 : 257. — *Jungermannia longiflora* Nees, Naturg. Europ. Leberm. 2, 1836 : 95. — *J. ventricosa* Dicks. var. *porphyroleuca* (Nees) Hartm. fil., Handb. Skand. Fl., ed. 10, 1871 : 138, p. p. excl. basionymo. — *J. guttulata* Lindb. et Arnell, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 23, 5, 1889 : 51. — *Lophozia guttulata* (Lindb. et

Arnell) Evans, Proc. Washington Acad. Sci. 2, 1900 : 302; Grolle, Trans. Brit. Bryol. Soc. 5, 3, 1968 : 543. — *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. var. *longiflora* (Nees) Macoun, Cat. Canad. Pl. 7, 1902 : 17. — *L. porphyroleuca* (Nees) Schiffn., Lotos, 51, 1903 : 275, p. p. excl. basionymo. — *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. var. *porphyroleuca* (Nees) K. Müll. in Rabenh., Kryptog.-Fl., ed. 2, 6, 1, 1910 : 66, p. p. excl. basionymo. — *L. fauriana* Steph., Sp. Hep. 6, 1917 : 112.

Поскольку *L. guttulata* идентична *L. longiflora*, заключение о приуроченности «*L. porphyroleuca*» почти исключительно к гниющей древесине (Arnell, 1956; Schuster, 1969 : 555, 556) и об отсутствии вида в тундровой зоне (Schuster, 1969 : 551, 554) в отношении вида должно быть дополнено данными по *L. longiflora* s. str., которая, по указанию того же Schuster, произрастает на торфянистых почвах, причем встречается и в Арктике. Наконец, из идентичности обоих видов следует, что совершенно ошибочной является трактовка *L. longiflora* как разновидности *L. ventricosa* (Schuster, 1969 : 579—581), в действительности отличающейся от нее рядом существенных признаков (см. выше) и относящейся, как мы показали (Шляков, 1974а, 1980), к другой секции рода.

Имеющиеся у нас многочисленные материалы свидетельствуют о том, что на севере таежной зоны и в тундровой зоне *L. longiflora* более характерна для таких мест обитания, которые считаются чуть ли не «противопоказанными» для *L. guttulata*. Вид определен нами из многочисленных мест Мурманской обл., из Коми АССР, Якутии и с Чукотского п-ова. При этом на гниющей древесине он растет реже, чем в других местах обитания. Он довольно часто встречается во влажных как горных, так и равнинных тундрах, произрастает на болотах и в заболоченных лесах. В Мурманской обл. он собран и на торфянистом субстрате на влажных скалах, что соответствует указанию S. Arnell (1956) для *L. logniflora*. На Чукотском п-ове, откуда нами просмотрены сборы А. Е. Катенина, *L. longiflora* является одним из двух наиболее часто встречающихся видов рода (Шляков, 1975б).

Из сказанного видно, что *L. longiflora* принадлежит к числу видов, широко распространенных в тундровой зоне и на севере таежной зоны. Кроме того, к этому виду должны быть отнесены образцы из Карпат, определенные Д. К. Зеровым как *L. wenzelii* (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР). Вид указывается и для гор Средней Азии (Бобораджабов, Маматкулов, 1975).

Все вышеизложенное о распространении *L. longiflora* заставляет обратить на нее серьезное внимание. Крайне малое в литературе число сведений о ее распространении на севере таежной зоны и в тундровой зоне Советского Союза (да и не только Советского Союза), объясняется несомненно тем, что она смешивается с другими видами — с *L. wenzelii* и в особенности с *L. ventricosa*, от которых она отличается признаками, приведенными выше, и в первую очередь средними рядами клеток, направленными от основания к вырезке.

В заключение необходимо подчеркнуть, что использование в качестве ведущего признака, положенного в основу определения *L. longiflora*, значительной величины побегов («растение 3—4 мм шир.» — Müller, 1954 : 644, или «4—5 см дл. и 4 мм шир.» — Arnell, 1956, p. 115, и даже «мощное, 2.5—3 (4) мм шир.», «2.5—6 см дл.» — Schuster, 1969, p. 563, 579) основано на недоразумении и вводит определяющего в заблуждение: растения упоминавшихся аутентичных образцов имеют облиственный стебель в стерильных частях шириной от 1, чаще от 1.5 (образец с гниющей древесины) до 2 мм (остальные образцы), лишь в зоне архегониальных покровных листьев — до 2.8—3 мм, а длина растений варьирует от 0.6—0.7 до 1.5—2 см (включая периантий, длина которого равна у мелких растений (2.3) 2.5—3, а у крупных до 4.6 мм), причем в нижних частях стеблей заметны следы отмирания даже у мелких растений, так что предполагать, что стебли оборваны, не приходится.

Не удивительно поэтому, что при неточностях в характеристике признаков и экологии «*L. porphyroleuca*» напочвенные формы ее, соответствующие типовой разновидности *L. longiflora*, не могут быть правильно определены.

В заключение выражаем искреннюю признательность А. В. Домбровской за выполненные ею рисунки, А. Е. Катенину — за предоставленные нам сборы печеночников с Чукотского п-ова и В. Н. Андрееву — за сборы из Якутской АССР, а также А. Ф. Бачуриной за просмотр рукописи статьи и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Бобораджабов Б., Маматкулов У. К. (1975). Материалы к флоре печеночных мхов Средней Азии. В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев, Наукова думка. — Зеров Д. К. (1964). Флора печiночних i сфагнових мохiв України. Київ, Наукова думка. — Савич Л. И., Ладыженская К. И. (1936). Определитель печеночных мхов Севера европейской части СССР. М.; Л., Наука. — Шляков Р. Н. (1974а). Важные систематические признаки в роде *Lophozia* Dum. s. str. (листостебельные печеночники). Бот. ж., 59, 10. — Шляков Р. Н. (1974б). Новые таксоны рода *Lophozia* Dum. emend. Schljak. Нов. сист. низш. раст., 11. — Шляков Р. Н. (1975а). Дополнение к статье «Важные систематические признаки в роде *Lophozia* Dum. s. str.». Бот. ж., 60, 1. — Шляков Р. Н. (1975б). Дополнения к флоре печеночников советской Арктики. Нов. сист. низш. раст., 12. — Шляков Р. Н. (1980). Печеночные мхи Севера СССР, 3. Л. — Arnell S. (1956). *Hepaticae*. In: Illustrated moss flora of Fennoscandia, 1. Lund. — Evans A. W. (1908). Notes on New England *Hepaticae*, 6. Rhodora, 10. — Grolle R. (1968). Miscellanea hepaticologica, 81—90. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 3. — Müller K. (1954). Die Lebermoose Europas (*Musci hepatici*), 5. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, ed. 3, 6. Leipzig. — Nees von Esenbeck C. G. (1836). Naturgeschichte der europäischen Lebermoose, 2. Berlin. — Schiffner V. (1903). Kritische Bemerkungen über die europäischen Lebermoose. Lotos, 51 (N. F., 23). — Schuster R. M. (1969). *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian, 2. N. Y.—London.

Полярно-альпийский ботанический сад,
Кировск, Мурманской обл.

Получено 17 V 1979.

УДК 581.84 : 582.796

А. С. Дариев, Е. Б. Культиасова

ПРИЗНАКИ СТРОЕНИЯ ЛИСТА ХЛОПЧАТНИКА, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ ЕГО УСТОЙЧИВОСТЬ К ПАУТИННОМУ КЛЕЩИКУ И ХЛОПКОВОЙ ТЛЕ

A. S. DARIEV, E. B. KULTIASOVA. THE LEAF STRUCTURE CHARACTERS OF COTTON, WHICH STIPULATE ITS RESISTANCE TO WEB-MITE AND COTTON-APHIS

Приводятся признаки анатомо-морфологического строения листа 21 вида хлопчатника, характеризующие его устойчивость к паутинному клещику и хлопковой тле. Многолетние наблюдения над растениями различных видов хлопчатника в полевых и оранжерейных условиях и изучение строения их листа дали возможность определить признаки, обусловливающие степень устойчивости того или иного вида, и разделить изученные виды на 4 группы по степени устойчивости.

Известно, что хлопчатник относится к числу культур, сильно повреждаемых сельскохозяйственными вредителями, среди которых наибольшую опасность представляет паутинный клещик, распространенный повсеместно. Определенный вред наносит и хлопковая тля, особенно опасная для проростков хлопчатника. В условиях Узбекистана названные вредители повреждают огромные площади посевов этой культуры. Освоение под сельскохозяйственные культуры больших территорий в Узбекистане (особенно в местах с широким применением монокультур) ныне привело к существенному изменению природных комплексов и способствовало еще большему распространению этих вредителей (Дариев и др., 1979). Необходимость увеличения урожая хлопка-сырца ставит перед селекционерами вопрос о выведении сортов не только высокоурожайных скороспелых, но и устойчивых к возбудителям болезней и насекомым-вредителям.

Анализ литературных данных и собственные исследования показали, что среди культивируемых видов лишь *Gossypium barbadense* слабо поражается паутинным клещиком и тлей, в то время как среди дикорастущих хлопчатников имеется ряд видов, высокоустойчивых к клещику и тле. Многие из них засухоустойчивые, высокоплодовитые и скороспелые, поэтому представляет большой интерес изучение признаков устойчивости у дикорастущих видов и их форм как исходного селекционного материала.

Изучению устойчивости различных промышленных сортов хлопчатника к паутинному клещику посвящены работы ряда исследователей (Яхонтов, 1957; Успенский, 1960; Талипов и др., 1976). Они показали, что степень повреждаемости у различных сортов неодинакова и зависит от сортовых различий, в частности от степени опушенности листа, частоты госсиполовых вместилищ, особенностей анатомического строения листа, биохимических свойств, физиологического состояния растений и агротехнических мероприятий. Сведения о местах локализации клещика на листьях различных ярусов разного возраста у отдельных сортов приведены в работах Ф. С. Талипова (Талипов, 1975; Талипов и др., 1976, 1978).

Однако работ по изучению устойчивости дикорастущих видов рода *Gossypium* к названным вредителям очень мало (Schuster et al., 1972; Дариев, Абдуллаев, 1974; Дариев и др., 1979). Первая работа посвящена оценке устойчивости к клещику 22 дикорастущих видов хлопчатника, 21 расы вида *G. hirsutum*, 12 линий с госсиполовыми вместилищами, 12 — без них и 4 высокогоссиполовых линий, принадлежащих к *G. hirsutum* и *G. barbadense*. Исследование проведено с целью выяснения значения госсиполовых вместилищ в устойчивости растений к клещику. Однако другие признаки анатомо-морфологического строения листа не учитывались. Авторы констатируют отсутствие связи между числом госсиполовых вместилищ и устойчивостью растений.

В последних двух работах приведены результаты изучения анатомо-морфологических признаков листа, обусловливающих устойчивость различных видов хлопчатника к колюще-сосущим вредителям.

Тля, как известно, поселяется на обеих сторонах листа (но больше — на нижней) и, как правило, питается клеточным соком эпидермы; паутинный клещик поселяется только на нижней стороне (вследствие отрицательного фототаксиса) и питается хлорофилловыми зернами палисадного слоя (Саидов, 1949; Яхонтов, 1957; Лебедев, 1959; Талипов, 1975, и др.). А. С. Дариев и А. А. Абдуллаев (1974) показали, что клещик питается хлоропластами самого верхнего слоя палисадной паренхимы, а иногда и нижележащих слоев. Способность к питанию этих вредителей определяется особенностями строения листа и длиной их хелицер. Последние у взрослых особей клеща имеют длину 117—121, у личинок — 102—105 мкм (Саидов, 1949; Кособуцкий, 1959; Успенский, 1960).

В результате многолетнего изучения устойчивости различных видов хлопчатника к клещику и тле мы пришли к заключению, что она обусловлена рядом признаков: толщиной кутикулы, густотой волосяного покрова, высотой эпидермальных клеток, толщиной мезофилла и плотностью расположения его клеток (см. таблицу). Достаточная выраженность каждого из этих признаков создает устойчивость растения к названным вредителям. Особенно важное значение имеют толщина кутикулы и густота волосков. Так, например, наибольшей устойчивостью (1—2 балла по 6-балльной шкале — Schuster et al., 1972) характеризуются *G. lobatum*, *G. australe* и *G. nelsonii*. У первого вида — листья со слабым опушением, но с очень толстым (2 мкм) кутикулярным слоем, у двух других — с тонким кутикулярным слоем (0.4 мкм), но с густым опушением и плотным изопалисадным мезофиллом (см. таблицу; рис. 1, *а—в* — см. вклейку). У *G. barba-*

Степень повреждаемости сосущими вредителями видов хлопчатника (в баллах) в зависимости от строения их листа

Вид	Индекс повреждаемости *	Число волосков на 1 мм² нижней эпидермы	Толщина кутикулы, мкм	Длина лучей волосков, мкм	Толщина пластинки листа, мкм	Число госсиполовых вместилищ на 1 мм²	Мезофилл		
							строение	число слоев палисадной паренхимы	число слоев губчатой паренхимы
Gossypium lobatum	1—2	15	2	340—400	200	7	Дорсивентральное	1 (2)	3 (2)
G. australe	1—2	100		80—110	240	6	Изолатеральное	3	1
G. nelsonii	2	89	0.4	80—120	175	5	»	3	1
G. raimondii	2—3	50	0.4	250—320	150	10	Дорсивентральное	1	3
G. triphyllum	2—3	100	0.4	100; 170	230	6	Изолатеральное	3	1
G. stocksii	2—3	10	1	100—120; 200—230	280	7	»	3	1
G. barbadense ssp. *darwinii*	2—3	14	1.3	300	280	7	Дорсивентральное	1	3
G. arboreum ssp. *obtusifolium*	3	25	1	120—150; 200—600	200	7	Изолатеральное	2	2
G. herbaceum ssp. *africanum*	3	30	1	120—150; 200—600	200	7	»	2	2
G. anomalum	3	28	1	120—150; 200—600	200	7	»	2	2
G. somalense	3	45	0.5—0.8	100—170	170	6	»	2	2
G. incanum	3	100	0.5—0.8	100—120; 150—170	190	6	»	2	2
G. tomentosum	3	50	0.5—0.8	200	250	7	»	2	2
G. armourianum	3—3.5	0	1—1.5	0	300	8	Изолатеральное	4	1
G. harknessii	3—3.5	0	1—1.5	0	300	8	»	4	1
G. sturtianum	4	0	1—1.5	0	190	8	»	1	3
G. davidsonii	4—5	31	0.5	200—280	200	3	»	2	2
G. klotzschianum	4—5	12	0.5	250—320	180	3	Дорсивентральное	1 (2)	3 (2)
G. bickii	4—5	26	0.4	150—200 (300)	150	3	»	1	3
G. thurberi	6	1	0.6—1	40—80	130—150	8	»	1	3
G. trilobum	6	8	0.6—1	100—200	130—150	9	»	1	3

* Шкала индексов повреждения приведена по M. Schuster и др. (1972): 1 — нет повреждения, нет клещиков и тлей; 2 — слабое повреждение, на отдельных листьях по нескольку клещиков, нет тлей; 3 — слабое повреждение, на многих листьях по нескольку клещиков, на отдельных листьях единичные тли; 4 — сильное повреждение, умеренное число клещиков и малое число тлей на многих листьях; 5 — сильное повреждение, большое число клещиков и умеренное число тлей на многих листьях; 6 — очень сильное повреждение и деформация растения, иногда гибель верхушки, большое число клещиков и тлей на всех листьях.

dense ssp. *darwinii* и *G. stocksii* листья слабо (2 и 3 балла соответственно) поражаются клещиком и тлей. Листья почти голые, однако с толстой (280 мкм) пластинкой и толстым (1.3 и 3 мкм) кутикулярным слоем; у *G. stocksii* кутикулярный слой тоньше, чем у *G. bardabense* ssp. *darwinii* (см. таблицу), однако мезофилл листа очень плотный (рис. 1, *г*, *д*). Толщина слоев паренхимы, расположенных под верхним палисадным слоем вместе с толщиной (высотой) клеток нижней эпидермы этих двух видов, часто превышает длину хелицер клеща. Эти признаки в совокупности обеспечивают достаточную устойчивость указанных видов к тле и клещику.

Для устойчивости хлопчатника к вредителям имеет значение и длина лучей волосков. Например, *G. raimondii* и *G. triphyllum* одинаково устойчивы к клещику (2—3 балла) и тле (1 (2) балл). Листья у *G. raimondii* опушены густо (50 на 1 мм^2), а у *G. triphyllum* — очень густо (100 на мм^2). Длина лучей у первого равна 250—320 мкм, у второго — почти у половины волосков равна 100—120, у другой половины — 150—170 мкм. У обоих видов лучи, переплетаясь, делают лист недоступным для насекомых (см. таблицу; рис. 1, *в*; рис. 2, *а* — см. вклейку).

Среднюю устойчивость (3—3.5 балла) к вредителям имели 8 видов — *G. arboreum* ssp. *obtusifolium*, *G. herbaceum* ssp. *africanum*, *G. anomalum*, *G. somalense*, *G. incanum*, *G. tomentosum*, *G. armourianum*, *G. harknessii*. Листья первых пяти видов подобно *G. triphyllum* опушены коротколучевыми (100—150 мкм) и длиннолучевыми (200—600 мкм) волосками, создающими как бы два яруса. У первых трех видов листья опушены волосками средней густоты (25—30 на 1 мм^2), однако длиннолучевые (до 600 мкм) волоски, переплетаясь, образуют более или менее густое покрытие (рис. 2, *б*). Кутикулярный слой средней толщины (1 мкм), мезофилл изолатеральный, с плотным расположением клеток (рис. 2, *г*). Эти признаки делают лист сравнительно недоступным для тли и клещика. Листья *G. somalense* опушены более густо (45 на 1 мм^2), однако лучи волосков короткие (рис. 2, *в*), у волосков первого (нижнего) яруса их длина не превышает 100, у второго — 170 мкм. У *G. incanum* листья опушены густо (до 60 на 1 мм^2), у $^2/_3$ волосков лучи короткие (100 мкм), у $^1/_3$ — средней длины (150—170 мкм). Листья *G. tomentosum* также густо опушены (50 на 1 мм^2), волоски стелющиеся, прижатые к поверхности листа (рис. 2, *д*). *G. armourianum* и *G. harknessii* имеют голые листья, но толстую пластинку (300 мкм) с толстым кутикулярным слоем (1—1,5 мкм) и плотным расположением клеток мезофилла (рис. 2, *е*).

Наибольшей поражаемостью названными вредителями отличаются *G. trilobum* и *G. thurberi*, имеющие тонкие листья (130—150 мкм) с единичными волосками (рис. 2, *з*) и с тонкой кутикулой (0.6—1 мкм), а также с рыхлым мезофиллом (рис. 2, *ж*).

Виды *G. klotzschianum*, *G. davidsonii*, *G. sturtianum*, *G. bickii* занимают по устойчивости среднее положение между видами со средней и наибольшей поражаемостью.

По нашим данным, селекцию на устойчивость хлопчатника к клещику и тле следует вести по следующим признакам: лист должен быть густо опушен (50—100 на 1 мм^2), при редком опушении (15—20 на 1 мм^2) или умеренном (20—30 на 1 мм^2) лучи волосков должны быть длинными (500—700 мкм), многочисленными (8—20 лучей). Если для селекции брать виды с голым листом или с единичными волосками, то необходимо, чтобы у листа была толстая кутикула (1—2 мкм). При умеренном и густом опушении листья могут быть тонкими. При отсутствии толстой кутикулы и волосков устойчивыми к названным вредителям будут виды (или формы) с листьями, имеющими кутикулу средней толщины (1—1.5 мкм) и толстый (230—300 мкм), многослойный (5—6), плотно расположенный мезофилл.

Для выведения устойчивых к клещику, тле и засухе[1] сортов рекомендуем привлечь следующие виды: *G. australe*, *G. stocksii*, *G. triphyllum*,

---

[1] Некоторые признаки строения листа *G. australe*, *G. nelsonii*, *G. stocksii*, *G. triphyllum* коррелируют с их засухоустойчивостью.

G. bickii, *G. davidsonii*. Все они высокоурожайные, засухоустойчивые и устойчивые к вредителям. Первые 4 вида — скороспелые, последний — среднеспелый. Особого внимания заслуживают *G. australe* и *G. stocksii*, являющиеся высокоустойчивыми не только к вредителям, но и к засухе и высоким температурам.

ЛИТЕРАТУРА

Дариев А. С., Абдуллаев А. А. (1974). Сравнительное анатомо-морфологическое изучение некоторых видов хлопчатника в связи с их устойчивостью к паутинному клещику и тле. Узб. биол. ж., 6. — Дариев А. С., Клят В. П., Юлдашев С. Х. (1979). Морфология листа хлопчатника и его устойчивость к Tetranychus urticae и Aphis gossypii. Узб. биол. ж., 1. — Кособуцкий М. П. (1959). Пассивные и активные способы расселения паутинного клещика по территории Узбекистана в различных экологических условиях. Тр. Узб. унив., нов. сер., 87. — Лебедев В. А. (1959). Об устойчивости хлопчатника к повреждениям паутинным клещиком Tetranychus urticae Koch. Сб. работ аспирантов (АН УзССР), 1. — Саидов Д. К. (1949). К вопросу об анатомо-морфологических изменениях листа хлопчатника, пораженного паутинным клещиком. Тр. Узб. гос. с.-х. инст., 6. — Талипов Ф. С. (1975). Зоны питания паутинного клещика на листовой пластинке хлопчатника. Бюл. Всес. НИИ защиты растений, 34. — Талипов Ф. С., Шапиро И. Д., Слепян Э. И. (1976). Определения топической специфичности Tetranychus telarius в связи с вызываемым им повреждением листовых пластинок хлопчатника. В кн.: Методы исследований патологических изменений растений. М. — Талипов Ф. С., Швецова Л., Успенский Ф. (1978). Защитные свойства хлопчатника против паутинного клещика. Хлопководство, 10. — Успенский Ф. М. (1960). Прогноз размножения главнейших сельскохозяйственных вредителей в орошаемых районах Средней Азии. В кн.: Научные исследования по защите растений. Ташкент. — Яхонтов В. В. (1957). Биологические методы борьбы с вредными насекомыми, клещиками и сорными растениями. Усп. соврем. биол., 43, 3. — Schuster M. F., Macwell F. G., Jenkins J. N. (1972). Resistance to the Twospotted spider mite in cartain *Gossipium* species and glanded-glandless couterpart cottons. J. Econom. Entomol., 65, 4.

Институт экспериментальной биологии растений
АН УзССР,
Ташкент.

Получено 7 V 1980.

УДК 581.2 : 635.965.287

М. А. Михайлова

О ТЕРАТОЛОГИИ ЦВЕТКОВ *CORYDALIS POPOVII* *(FUMARIACEAE)*

M. A. MIKHAILOVA. ON THE TERATOLOGY OF FLOWERS IN *CORYDALIS* POPOVII *(FUMARIACEAE)*

Описан наблюдавшийся в культуре случай развития бесшпорцевых пелорических цветков у *Corydalis popovii*, в результате чего они приобрели габитуальное сходство с цветками видов рода *Dicentra*.

Все виды рода *Corydalis* Vent. (*Fumariaceae*) характеризуются поперечно-зигоморфными цветками с двумя быстро опадающими чашелистиками и окрашенным венчиком из четырех лепестков, расположенных в два круга. Наружные лепестки неодинаковые, верхний образует шпорец, внутри которого находится нектарник, формирующийся из основания одной тычиночной нити. Нижний наружный лепесток значительно короче верхнего, гладкий или с бугром при основании и нередко с зачатком шпорца. Два внутренних лепестка, обычно снабженных небольшим продольным гребнем, слипаются верхушками, окружая пестик и тычинки. Основание и нижняя половина внутренних лепестков представляют собой шиловидные выросты, благодаря которым лепестки приобретают подвиж-

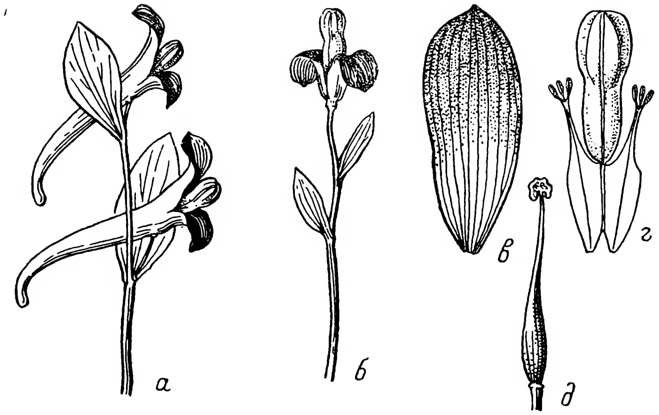


Рис. 2. *Corydalis popovii.*

а — часть простого кистевидного соцветия с нормальными зигоморфными цветками, нат. вел.; *б* — цветонос с пелорическим цветком, нат. вел.; *в* — наружный лепесток пелорического цветка, ×3; *г* — внутренние лепестки и тычинки пелорического цветка, ×3; *д* — гинецей, ×3.

ность в одном направлении, что позволяет им при опылении отодвигаться в сторону под тяжестью насекомого, освобождая пестик и тычинки.

У всех представителей сем. *Fumariaceae* на ранних стадиях развития цветки правильные, но сплющенные (Godron, 1864). Позже у видов родов *Corydalis* и *Fumaria* L. развиваются зигоморфные цветки, а у родов *Dicentra* Bernh. и *Adlumia* Rafin. ex DC. — билатерально-симметричные. В основных сводках по тератологии растений (Masters, 1869; Penzig, 1921) и в работе О. В. Смирновой и В. А. Черемушкиной (1975) приводятся те немногие аномалии, которые наблюдались в этом семействе. Эти аномалии почти исключительно относятся к лепесткам и сводятся к следующему: вместо зигоморфных одношпорцевых цветков развиваются билатерально-симметричные двушпорцевые цветки, например, у *C. bracteata* (Steph.) Pers., *C. cava* (L.) Schweigg. et Koerte, включая *C. tuberosa* DC., *C. intermedia* (L.) Mérat, включая *C. tabacea* (Retz.) Pers., *C. solida* (L.) Clairv., *C. sibirica* (L. fil.) Pers. Попытку объяснить эти явления предпринял D. Godron (1864). В 1862 г. он собрал в Нанси экземпляры *C. solida* с двушпорцевыми цветками. В каждом шпорце находился неразвитый нектарник. Godron сравнивал пелории с зигоморфными цветками на ранних стадиях развития. В то время как у нормальных цветков уже заметен шпорец, у пелорических он совершенно не развит. Билатерально-симметричные цветки *C. solida* развивались гораздо позже, уже в рыхлой кости. В очень рыхлом соцветии были найдены нижние цветки с тремя и даже четырьмя неравными шпорами. Все пелорические цветки оказались стерильными, но аномалия повторялась на следующий год.

Из-за особенности развития соцветия у видов рода *Corydalis* (спиральное закручивание цветоножек на 90°) возникает сильное боковое давление на формирующийся цветок (Godron, 1864; Ryberg, 1960). Godron считает, что именно боковое сжатие в момент развития нектарников является причиной недоразвития одного из них, а также шпорца, в котором он находится.

Этим практически исчерпываются известные в литературе данные по тератологии цветков в роде *Corydalis.*

Настоящее сообщение посвящено наблюдению в культуре необычных пелорических цветков *C. popovii* Nevski. Клубни этих растений были собраны нами в хребте Кугитанг (Узбекистан) весной 1978 г. и в июне того же года высажены на опытном участке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). В конце апреля 1979 г. появились листья, а 16 мая распустились семь правильных, лишенных шпорцев цветков, в результате чего они приобрели явное габитуальное сходство с цветками видов рода *Dicentra* (рис. 1 — см. вклейку).

В норме *C. popovii* имеет цветонос с 2—6 цветками, образующими простую рыхлую кисть (рис. 2, *а*). Цветоножки 25 мм дл. Венчик 40—45 мм дл., розовый с темно-бордовыми слегка заостренными верхушками наружных лепестков; шпора довольно толстая, на конце загнутая вниз, нектарник бордовый. Внутренние лепестки с продольным ребром. Чашелистики зубчатые, на верхушке с красными точками.

У аномальных экземпляров *C. popovii* пять цветоносов несли по одному цветку и лишь один цветонос — два. Цветоножки 13 мм дл., венчик — 16 мм дл. (рис. 2, *б*). Два наружных лепестка были одинаковыми, эллиптическими, на верхушке заостренными (рис. 2, *в*), 17 мм дл., 5—6 мм шир. В основании лепестки были почти бесцветными, в первой трети — розовые и на верхушке темно-бордовые. Нектарники не были развиты. Внутренние лепестки, андроцей и гинецей не отличались от нормы (рис. 2, *г*, *д*). Чашелистики также были без изменений. Все цветки оказались стерильными и существовали всего 2—2.5 дня.

На следующий год аномалия повторилась, некоторые цветоносы несли по 4—5 пелорических цветков.

Подобный случай пелории не был известен для цветков представителей рода *Corydalis*, но приводится для *Fumaria officinalis* L. (Penzig, 1921).

Кроме упомянутых образцов *C. popovii* с хребта Кугитанг, на опытном участке были высажены различные виды рода *Corydalis*, привезенные нами из разных районов Средней Азии, в их числе и *C. popovii*, собранная в 1977 г. в горах Сузыс-тау (Узбекистан, близ кишлака Шуроб). Все эти растения развивались, сохраняя видовые признаки, без каких-либо отклонений от нормы.

Описанное явление пелории может быть использовано при обсуждении вопросов эволюции цветка в сем. *Fumariaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Смирнова О. В., Черемушкина В. А. (1975). Род хохлатка — *Corydalis* Medic. В кн.: Биологическая флора Московской области, 2. М., Изд. МГУ. — Godron D. A. (1864). Mémoire sur les Fumariées à fleurs irréguliéres et sur la cause de leur irrégularité. Mém. Acad. Stanislas. Nançy. — Masters M. T. (1869). Vegetable teratology. London. — Penzig O. (1921). Pflanzen-Teratologie, 2. Berlin. — Ryberg M. (1960). Morphological study of the *Fumariaceae* and the taxonomic significance of the characters examined. Acta Horti Berg., 19, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1980.

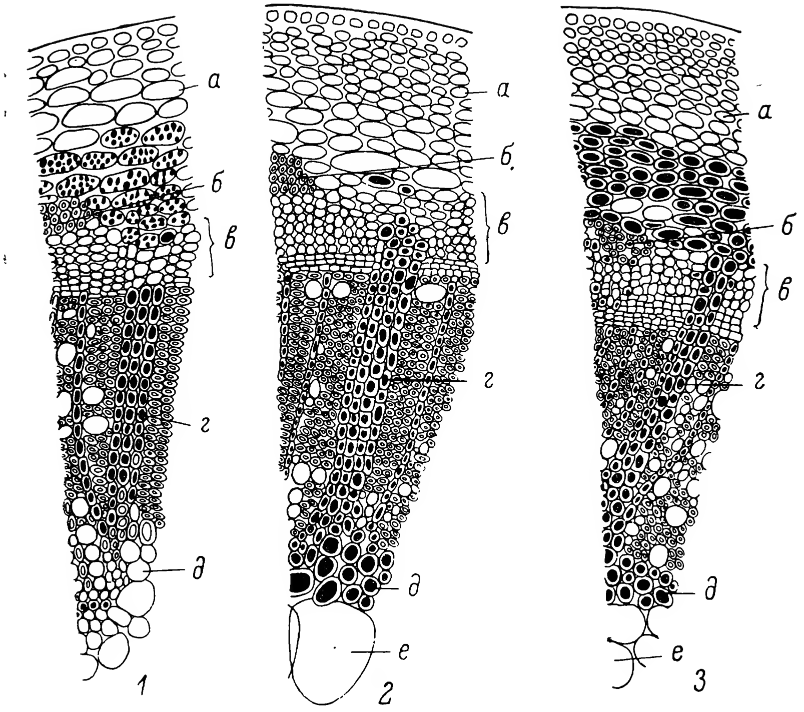
УДК 581.134.1 : 582.734

С. Г. Сааков

МАТЕРИАЛЫ ПО СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ КРАХМАЛА У РОЗ

S. G. SAAKOV. MATERIALS ON THE SEASONAL DYNAMICS OF STARCH IN ROSES

Как один из косвенных методов определения зимостойкости роз нами была применена методика гистохимического изучения динамики крахмала у чайно-гибридной розы сорта Hadley, цветущей почти непрерывно в течение всего года, и парковой розы сорта Maiden's Blush, цветущей один раз в первой половине лета. Срезы делали ежемесячно, с 16 июля по 26 октября, т. е. до наступления устойчивой отрицательной температуры (—4, —5°).



Поперечный срез стебля чайно-гибридной розы сорта Hadley, 16 июля (*1*), 16 октября (*2*) и парковой розы сорта Maiden's Blush 16 октября (*3*).

а — первичная кора, *б* — лубяные волокна, *в* — флоэма, *г* — сердцевинные лучи, *д* — перимедуллярная зона, *е* — сердцевина.

Во избежание полного вымерзания чайно-гибридные розы на зиму окучивают и сверху укрывают хвойными лапами или сухими листьями; парковые розы зимуют без окучивания и укрывания.

Из приведенного рисунка (начало и конец изучения) видно, что в летних условиях Ленинграда у роз, отличающихся различной зимостойкостью, наблюдается незначительное различие в накоплении крахмала в сердцевинных лучах, камбии, перимедуллярной зоне.

У незимостойких чайно-гибридных роз, которые вегетируют и цветут до наступления устойчивых заморозков, наблюдается интенсивное накопление крахмала в июле, августе, сентябре (см. рисунок, *1*), затем количество его уменьшается и сохраняется лишь в сердцевинных лучах, располагаясь в один-несколько рядов (см. рисунок, *2*). В состоянии полной облиственности с бутонами и с невызревшими побегами растения уходят в зиму.

У зимостойких парковых роз в период вегетации накопление крахмала постепенно возрастает и достигает максимума (см. рисунок, *3*) ко времени наступления устойчивых заморозков (—4, —5°). Растения уходят в зиму в состоянии листопада, со спелыми плодами и с вызревшими стеблями. В течение зимнего периода крахмал исчезает и накопление его начинается с весны.

У чайно-гибридных роз побеги вымерзают почти до самого основания и после весенней обрезки они развиваются из нижних почек.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1980.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.738 (510) (517.3)

Г. П. Яковлев

О НОВЫХ ДЛЯ КИТАЯ И МОНГОЛИИ ВИДАХ РОДА *HEDYSARUM (FABACEAE)*

G. P. YAKOVLEV. ON THE NEW SPECIES OF THE GENUS *HEDYSARUM (FABACEAE)* FROM CHINA AND MONGOLIA

Приводятся один новый для Китая вид *Hedysarum krassnovii* и два вида — *H. sangilense* и *H. arbuscula* — новые для территории Монголии.

На территории Китая и Монголии произрастает около 45 видов рода *Hedysarum* L. Просмотр соответствующих материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР при подготовке очередного выпуска «Растений Центральной Азии» позволил несколько увеличить список отмеченных для этих стран таксонов рода за счет видов, ранее известных только с сопредельных территорий. В частности, среди материлов, собранных в разные годы в Хангае и Прихубсугулье (МНР), мною был обнаружен недавно описанный из нагорья Сангилен (Тува, СССР) И. М. Красноборовым и С. А. Тимохиной *Hedysarum sangilense*. Второй новый вид рода — *H. arbuscula* — собран летом 1979 г. в Заалтайской Гоби В. И. Грубовым, Дариймой и др. Ранее этот вид отмечался лишь для территории КНР, где он распространен от Алашанской Гоби до Западной Гоби и вдоль пустынного коридора Хэси. Наконец, третьим видом, новым уже для территории КНР, будет *H. krassnovii* из Кашгарии и западных районов Тибета (Чантан). Ранее вид был известен только с пограничного перевала Бедель (Тянь-Шань).

Ниже приведены некоторые необходимые сведения, касающиеся упомянутых видов, и перечень изученных образцов.

1. *H. sangilense* Krasnob. et Timoch. 1975, Нов. сист. высш. раст. 12 : 234.

Описан с территории юго-восточной Тувы (нагорье Сангилен), тип хранится в Новосибирске.

Вид неоднократно собирался на территории МНР, но был либо не определен, либо определен неверно.

Известны следующие коллекции этого вида из Монголии:

Хангай: берег Шабрин-гола, правого притока р. Тес, 24 VII, Нейбург; правый берег р. Тес в районе Вангин Куре, 17 VIII 1924, он же; хр. Хан-Хухэй, близ Цаган Хайрхан, 23 VII 1945, Юнатов. — Прихубсугулье: оз. Хубсугул, долина Арасая, 13 VI 1880, Потанин; там же, 14 VII 1902, Комаров; долина р. Ульхе, 5 VII 1902, он же; южный берег оз. Хубсугул, Хатхыл, 30 VI 1972, Малышев.

2. *H. arbuscula* Maxim. 1881, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 27 : 465. — *H. scoparium* auct. non Fisch. et Mey.: B. Fedtsch. 1902, Acta Horti Petropol. 19 : 214, p. p.; Wang and Tang, 1955, Ill. Treatm. Princip. Pl. China, Legum. : 446.

Описан из Центральной Азии (Алашанская Гоби), тип в Ленинграде.

МНР: Заалтайская Гоби, юго-запад (в 30—40 км к югу от Атас-Богдо), сопочная гряда к югу от родника Энгэрийн-ус, по пограничной дороге, сквозной секущий сайр, кустарниковая формация по песчано-каменистому склону сайра, 26 VIII 1979, *n*° 1756, Грубов, Даримма и др.

3. *H. krassnovii* B. Fedtsch. 1904, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 4 : 916. — *H. multijugum* auct. non Maxim.: Hedin, 1922, South. Tibet : 66; Persson, 1938, Bot. Not. (Lund), 1938, 4 : 291.

Описан с Тянь-Шаня (р. Бедель), тип хранится в Ленинграде.

Вид был описан по сборам А. Н. Краснова и приводится в литературе (Федченко, 1948; Султанова, 1976) как эндемик киргизской флоры. Однако растения, послужившие для описания вида, были собраны на южном склоне хребта по р. Бедель, т. е. на территории КНР, и, строго говоря, в список флоры СССР включаться не должны. Вид, как долгое время полагали, был известен по типовому образцу, между тем в Гербарии БИН АН СССР хранится весьма значительная коллекция материалов, относящихся к *H. krassnovii*, но определенных как *H. multijugum* Maxim. Оба вида габитуально весьма схожи, что и послужило причиной ошибочного определения, однако они хорошо различаются по чашечке и имеют изолированные ареалы. *H. krassnovii* характеризуется резко двугубой о двух зубцах чашечкой; обитает в западной Кашгарии и северо-западном Тибете (Чантан). Чашечка *H. multijugum* пятизубчатая, двугубой не бывает. Этот вид встречается от восточной Кашгарии до Северо-Западного Китая.

Были изучены следующие образцы из КНР:

Кашгария[1]: Ad. fl. Bedel in montibus Tianschan, 1886, Krassnow (typus!); Тянь-Шань, южный склон, ущелье р. Уйтал, 2 VI 1889, Роборовский; Уч-Турфан, р. Уйтал до Карола, 16 VII 1908, Дивногорская; сел. Ак-Сарай на р. Чалым, 4 VIII 1909, она же; пойма р. Кызыл-су, Награ-Галдн, 2 VII 1929, Попов; верховья р. Кызыл-су, 2 VII 1929, он же; гора Улугчат, 2 VII 1929, он же; близ сел. Шур-булак, 4 VII 1929, он же; местность Бостан-терек, 10 VII 1929, он же; в ущелье р. Арпалык-Дарья, в 10 км от Кызыл-Давана, 3000 м, 6 VII 1941, Серпухов; хр. Кинг-Тау, в 1 км ниже пос. Кош-Кулак, 10 VI 1959, Юнатов и Юань И.-Ф.; в 8 км восточнее рудника Кен-су, по дороге из Кашгара в Иркештам, 17 VI 1959, они же; в 2 км восточнее рудника Кен-су, по дороге на Кашгар, 18 VI 1959, они же; 5—6 км восточнее Кен-су, 18 VI 1959, Ли и Чу; Бостан, 2500 м над ур. м.; 9 VII 1959, они же. — Тибет: Mandarlik, 3437 m, VII 1900, Hedin.

ЛИТЕРАТУРА

Султанова Б. А. (1976). Копеечники (*Hedysarum* L.) Киргизии. Фрунзе, Илим. — Федченко Б. А. (1948). Род копеечник — *Hedysarum* L. В кн.: Флора СССР, 13. М.; Л., Изд. АН СССР.

Ленинградский химико-фармацевтический
институт.

Получено 30 VI 1980.

---

[1] Названия использованы как географические понятия.

УДК 581.9 (571.52)

Г. А. Зверева

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ТУВЫ

G. A. ZVEREVA. NEW AND RARE SPECIES OF THE HIGHER PLANTS IN THE FLORA OF TUVA

Сообщается о новых местонахождениях 16 редких видов высших растений, из которых 5 видов приводятся впервые для флоры Тувы. Даются тип ареала, экологическая приуроченность к определенным местообитаниям и время цветения. В результате уточнены границы ареалов в пределах республики, экология и сроки цветения отдельных видов.

Предлагаемый материал получен в результате определения гербария, собранного в 1977—1979 гг. для учета флористического состава эталонных степных участков сообществ с целью изучения их структуры и сезонного развития на Тувинском стационаре лаборатории экологии растений и фитоценологии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (ЦСБС).

При обработке коллекции оказалось, что 5 видов собраны в Туве впервые и у 11 редких видов зарегистрированы новые местонахождения.

Наши флористические находки еще раз подтверждают связь степной флоры Тувы с флорами степей Казахстана, Алтая, Забайкалья, Монголии и Китая.

Семейства в списке расположены по системе Энглера, роды и виды — по алфавиту.

Agropyron desertorum (Fisch. ex Link) Schult. Евразийский вид, произрастающий в песчаных степях, а также на каменистых и мелкоземистых склонах.

Во «Флоре СССР» (1934) и позднее Н. Н. Цвелевым (1976) для Восточной Сибири не указывался. Для Забайкальских степей приведен Г. А. Пешковой (1979). Во флоре Минусинских, Хакасских и Тувинских степей не известен. Наш пункт сбора: Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. оз. Хадын, песчаный склон каменистой сопки, 17 VI 1977, в фазе колошения. Редок и необилен в сообществе.

Koeleria altaica (Domin) Kryl. Известен из Монголии, Средней Азии, с юга Западной и Восточной Сибири (Цвелев, 1976).

В Туве К. А. Соболевская (1953) указывает пункты сбора келерии алтайской в высокогорно-альпийском и лесном поясах хребта Танну-Ола и Западного Саяна. Ниже, в степной части Тувы, прежде не был собран. Наше место сбора: каменистые степи центральной части Улуг-Хемской котловины, Тандинский р-н, окр. оз. Хадын, у самой вершины песчаного склона каменистой сопки высотой 900—950 м, 6 VI 1978, в фазе колошения. Редок и малообилен в сообществе.

Carex sabulosa Turcz. ex Kunth. Псаммофитный вид, встречающийся в Монголии, Западной и Восточной Сибири, Средней Азии («Флора СССР», 1935).

Соболевская (1953) указывает два пункта сбора из западной и один из южной части Тувы (Эрзинский р-н — долина р. Тес-Хем). Наша находка этого редкого растения является дополнительной: Центральная Тува, на барханных песках в окр. с. Бай-Хаак, 27 VI 1977, в фазе плодоношения. Редок, но довольно обилен в данном псаммофитном сообществе.

Allium bellulum Prokh. Монголо-южносибирский эндемик, произрастающий в каменистых степях с бедными, иногда солонцеватыми почвами.

В Туве указан лишь для одного пункта Соболевской (1953) по сбору в 1946 г. П. Булгаковой, а также М. Н. Ломоносовой (1978) для Уюкского хребта Западного Саяна. Наши два местонахождения являются дополнительными для этого редкого растения: 1) окр. г. Кызыла, нанофитоновая опустыненная степь, 25 VII 1978, в начале бутонизации; там же, 6 VIII 1979, в фазе цветения, редок, но обилен в сообществе; 2) Тандинский р-н, окр. оз. Хадын, каменистая степь по южному склону и вершине высокой сопки, 3 VIII 1979, в фазе цветения, играет заметную роль в сложении сообщества, обилен и является содоминантом.

Allium delicatulum Siev. ex Schult. et Schult. fil. Евразийский вид, произрастающий по каменистым песчанистым склонам в степях и полупустынях. В Монголии и Восточной Сибири не известен. В Западной Сибири встречается на юго-западе Алтайского края.

В Туве приводится (Красноборов и др., 1977) по двум пунктам сбора в Улуг-Хемском р-не и одному в окр. г. Кызыла, а также Ломоносовой (1978) для каменистых степей Уюкского хребта Западного Саяна как редкий и малообильный вид. Три пункта наших сборов находятся в степной части Центральной Тувы: 1) Тандинский р-н, окр. оз. Хадын, песчанисто-каменистая вершина небольшой степной сопки, 17 VI 1977, в фазе созревания семян; 2) окр. с. Бай-Хаак, чиевая песчаная степь по правобережью р. Хадын, 21 VI 1978, в фазе рассеивания семян, обилен в сообществе; 3) окр. г. Кызыла, опустыненная нанофитоновая степь, 15 VI 1978, в фазе отцветания и плодоношения, в сообществе редок и малообилен.

Прослеживается приуроченность к каменистым, а также песчанистым и слабозасоленным почвам. Ранее считалось, что цветение у лука привлекательного происходит в июне—июле, нами установлено, что оно более сжато во времени и в первой декаде июня полностью заканчивается.

Allium prostratum Trev. Монголо-восточносибирский вид. Во флоре Тувы и Хакасии не отмечен. Ближайшие местонахождения — Забайкальские степи (Пешкова, 1979).

В Туве найден впервые — Тандинский р-н, оз. Хадын, овсецовая настоящая степь по слабовсхолмленному пространству, 4 VIII 1978, в фазе полного цветения. Наш пункт сбора заметно отодвигает границу ареала вида западнее.

Gagea fedtschenkoana Pasch. Указан для Средней Азии и юга Западной Сибири («Флора СССР», 1935). В Монголии и Центральной Сибири не известен. В Средней Сибири приведен Л. М. Черепниным (1959) для юга Красноярского края по сборам из окрестностей городов Красноярска, Абакана, Минусинска и лесной части Восточного Саяна.

В Туве собран впервые — правобережье Енисея, в 2 км западнее г. Кызыла, нанофитоновая опустыненная степь, 24 IV 1979, в фазе цветения, малообилен в сообществе, но не редок.

Iris potaninii Maxim. Монголо-южносибирский вид, произрастающий в горных петрофитных и пустынных щебнистых степях, а также на скалах.

В Туве для западной части территории приводится Соболевской (1953) по сбору Б. Г. Варварина у оз. Сут-Холь для Уюкского хребта — Ломоносовой (1978), для южной части (Эрзинский р-н) — С. А. Тимохиной (1977). Наша находка является дополнительной для центральной части Тувы: окр. г. Кызыла, в 2 км от города по Усинскому тракту, в опустыненной нанофитоновой степи, 6 VIII 1979, в фазе вегетации после рассеивания семян.

Chenopodium iljinii Golosk. Во «Флоре СССР» (1936) приводится лишь для Средней Азии. В. И. Грубов (1966) указывает еще для Монголии, Джунгарии и Западной Тувы (Танну-Ола). Нами собран дополнительно: Центральная Тува, окр. г. Кызыла, опустыненная нанофитоновая степь, у зарослей караганы Бунге, 11 VIII 1979, в фазе бутонизации и цветения.

От *Ch. vulvaria* отличается наличием ясно выраженного главного стебля ребристыми, а не округлыми в сечении стеблями, треугольно-дельтовидными, а не яйцевидными листьями.

Amaranthus albus L. Однолетний сорняк родом из Северной Америки. В СССР известен для европейской части, Кавказа, Средней Азии, Западной Сибири и Дальнего Востока. В Восточной Сибири не указан, для

Средней Сибири отмечен как очень редкий вид («Определитель растений юга Красноярского края», 1979).

Для Тувы указывается впервые. Наш пункт сбора: Тандинский р-н, окр. оз. Хадын, в посеве у дороги, 16 VII 1978, в фазе плодоношения, редок, но обилен.

Dianthus ramosissimus Pall. ex Poir. Свойствен пустынно-степным и южным склонам степной зоны Западной Сибири, Средней Азии и Казахстана.

Для флоры Тувы приведен Соболевской (1953) по сбору в Убсинской котловине среди чиевой степи у сомона Деспен. Наш пункт сбора этого пустынного ксеропетрофита является дополнительным: на правобережье Енисея вблизи г. Кызыла, по выходам камней среди нанофитоновой степи, 15 VI 1978, в фазе цветения и 11 VIII 1979 в фазе плодоношения, редок и необилен.

Thalictrum squarrosum Steph. Монголо-восточносибирский вид. В Туве встречается редко. Отмечен Соболевской (1953) и Тимохиной (1977) в Эрзинском р-не. Собран нами дополнительно: в Тандинском р-не, в окр. с. Бай-Хаак, в ковыльно-овсецовой настоящей степи, 19 VII 1978, в фазе цветения, редок и необилен.

Potentilla tanacetifolia Willd. ex Schlecht. Монголо-южносибирский вид, в пределах СССР обитает на юге Западной Сибири (Алтай) и в Ангаро-Саянской флористической области Восточной Сибири.

В Туве отмечен лишь дважды — П. Н. Крыловым в 1892 г. на степном лугу около оз. Сары-Куль и В. М. Ханминчуном (1977) в степном поясе хр. Танну-Ола. Нами собран в Тандинском р-не, в окр. с. Бай-Хаак, в ковыльно-овсецовой степи, 5 VII 1978, в фазе цветения, не редок, но малообилен.

Artemisia caespitosa Ledeb. Монголо-алтайско-тувинский эндемик. Произрастает в опустыненных степях на глинистой и слабосолонцеватой почве.

В Туве известен у с. Бай-Хаак (Миклашевская), в долине р. Хемчик (Шишкин), у г. Кызыла (Самойлова), у оз. Убсу-Нур (Соболевская), на хр. Танну-Ола (Ханминчун). В Центральной Туве нами собран дополнительно на правобережье Енисея, в опустыненной степи, 6 VIII 1978, в фазе бутонизации и цветения, встречается часто и обилен в сообществе.

Artemisia tomentella Trautv. Эндемик Средней Азии, псаммофит. Ближайшие местонахождения в пустынно-степной зоне Казахстана. В степях Алтая, Хакасии, Забайкалья отсутствует.

В степях Тувы является редким растением; известен по двум местам сбора — у оз. Чедер (Самойлова, Черепнин) и близ г. Шагонар (Соболевская). Собран нами дополнительно: Тандинский р-н, окр. оз. Хадын, песчаный склон высокой каменистой сопки, 7 VII 1978, в фазе бутонизации и начала цветения; окр. с. Сосновка, в луговой степи в местах выхода на поверхность коренных пород и песка, 24 VI 1978, в фазе бутонизации.

Saussurea cana Ledeb. Центральноазиатский вид, ксеропетрофит.

Во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1964) приведен Л. П. Сергиевской для Алтайского края и Казахстана. В Средней Сибири до настоящего времени никем не был собран. С. Ю. Липшиц (1962) при обработке рода соссюрей предполагал местонахождение этого вида в Ангаро-Саянской флористической области, но под вопросом, тогда как в последней работе (1979), видимо, из-за отсутствия сборов исключил эту область, указав Среднюю Азию, Западную Сибирь и Китай.

Нами впервые собран в Средней Сибири: Тувинские островные степи, окр. г. Кызыла, опустыненная каменистая степь с нанофитоном ежовым, 25 VII 1978, в фазе цветения, редок, но обилен в сообществе.

От близкого и чаще встречающегося вида *S. pricei* Simps. отличается образованием компактных дерновин, узкоцилиндрическими корзинками в плотных, а не разбросанных щитках, почти цельнокрайными с редкими зубцами, а не рассеченными листьями и округлыми на верхушке наружными листочками обертки.

Гербарные экземпляры, на основании которых приводятся виды, сданы на хранение в Гербарий ЦСБС (г. Новосибирск).

Автор выражает глубокую признательность А. В. Положий и И. М. Красноборову за просмотр и уточнение правильности определений видов.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1966). Сем. *Chenopodiaceae*. В кн.: Растения Центральной Азии, 2. М.; Л., Наука. — Красноборов И. М., Ломоносова М. Н., Тимохина С. А., Ханминчун В. М. (1977). Четвертое дополнение к флоре Тувинской АССР. Бот. ж., 62, 9. — Крылов П. Н. (1964). Флора Западной Сибири, 12 (доп.), 2. Томск, Изд. ТГУ. — Липшиц С. Ю. (1979). Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л., Наука. — Ломоносова М. Н. (1978). Конспект флоры Уюкского хребта (Западный Саян). В кн.: Систематика и география растений Сибири. Новосибирск, Наука. — Определитель растений юга Красноярского края. (1979). Новосибирск, Наука. — Пешкова Г. А. (1979). Семейство *Poaceae*. В кн.: Флора Центральной Сибири, 1. Новосибирск, Наука. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы. Новосибирск, Наука. — Тимохина С. А. (1977). К флоре южного опустыненно-степного района Тувинской АССР (Эрзинский степной подрайон). В кн.: Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск, Наука. — Флора СССР. (1934—1936, 1937, 1941, 1961). 2—4, 6, 7, 10, 26. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ханминчун В. М. (1977). Конспект флоры хребта Восточный Танну-Ола. В кн.: Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск, Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Черепнин Л. М. (1959). Флора южной части Красноярского края, 2. Красноярск.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 19 V 1980.

УДК 581.9 (571.5)

М. Г. Азовский

НАХОДКИ РЕДКИХ ДЛЯ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ И ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ТРАССЕ БАЙКАЛО-АМУРСКОЙ МАГИСТРАЛИ

M. G. ASOVSKY. THE FINDS OF RARE FOR THE EAST SIBERIA LITTORAL-AQUATIC AND AQUATIC PLANTS, DISCOVERED ON THE BAIKALO-AMUR ROUTE

Сообщается о находках на территории Иркутской обл. и Бурятской АССР 8 видов растений, редко отмечаемых в Восточной Сибири.

Автор в 1979 г. проводил изучение флоры и растительности водоемов притрассовой полосы западного участка Байкало-Амурской магистрали на территории Иркутской обл. и Бурятской АССР. Были собраны следующие виды прибрежно-водных и водных растений, редко встречающиеся в Восточной Сибири.

1. *Isoëtes echinospora* Durieu (*I. setacea* auct.). Распространен в Европе (включая европейскую часть СССР) и Северной Америке, но весьма неравномерно. В пределах Восточной Сибири этот реликтовый вид известен только под г. Иркутском у с. Тальцы; по северо-восточному берегу Байкала в оз. Фролиха; в оз. Большое Леприндо на р. Чаре (Попов, 1957); в Ивано-Арахлейских озерах: оз. Иван (Дулепова, Владимирова, 1968);

в северо-восточной части Иркутской обл. (Иванова, 1979) и в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978).

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, оз. Кунерма, 27 VII 1979.

Бурятская АССР: Северо-Байкальский р-н, верховья р. Кичеры, оз. Верхнее Кичерское, 20 VIII 1979, оз. Кулинда, 24 VIII 1979.

2. *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. Довольно широко распространенный вид в Европе и Северной Америке, в азиатской части СССР встречается значительно реже. В Восточной Сибири указывается для южного побережья Байкала, Станового нагорья, на р. Шилке близ устья р. Шаверны, в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978). Отметим также находку очеретника белого в Якутии в устье р. Учур («Определитель высших растений Якутии», 1974).

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, берег оз. Окуневого, 25 VII 1979.

3. *Carex buxbaumii* Wahlenb. Голарктический вид. Во «Флоре Центральной Сибири» (1979) приводится только для юга Иркутской обл. и южного побережья Байкала. Обнаружен также в Якутии (Верхне-Ленский р-н). Ближайшее к нашей находке место сбора этого вида в окр. села Конец-Луг (Водопьянова, 1978).

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, пойменный луг на берегу оз. Щучье, 22 VII 1979.

4. *Carex elongata* L. Распространен преимущественно в Европе. В Восточной Сибири находится у восточного предела распространения и указывается для западной части Среднесибирского плоскогорья и южного побережья оз. Байкал. Наше местонахождение является самым восточным на территории СССР.

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, берег оз. Кунерма, 27 VII 1979.

5. *Carex serotina* Mérat (*C. oederi* auct.). Вид с голарктическим распространением. В Восточной Сибири приводится для запада Бурятии и южного побережья Байкала, а также для западной и южной частей Иркутской обл. Наша находка отодвигает к востоку границу ареала этого вида на территории СССР.

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, пойменный луг на берегу оз. Щучье, 22 VII 1979.

6. *Subularia aquatica* L. Широко распространен в Европе и Северной Америке, но очень редок в Восточной Сибири. Отмечен только для северной оконечности оз. Байкал (оз. Фролиха и мыс Мужинай) и северо-восточной части Иркутской обл. (Иванова, 1979). Нами собран в трех озерах, где шильник водяной встречается очень обильно.

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, оз. Кунерма, 27 VII 1979.

Бурятская АССР: Северо-Байкальский р-н, верховья р. Кичеры, оз. Верхнее Кичерское, 2 IX 1975, В. Моложников, 20 VIII 1979, оз. Кулинда, 24 VIII 1979.

7. *Tillaea aquatica* L. Весьма прерывисто распространен в умеренном поясе северного полушария. В пределах СССР встречается главным образом в европейской части СССР и на Дальнем Востоке. На территории Восточной Сибири известно лишь одно местонахождение в бухте Малая Коса на Байкале. Возможно, редкое нахождение его ботаниками объясняется тем, что из-за небольших размеров это растение малозаметно. Нами этот вид был найден в маленьком заливчике на глубине 10 см. Новое местонахождение частично сокращает существующий разрыв ареала этого вида.

Бурятская АССР: Северо-Байкальский р-н, устье р. Кичеры, 22 IX 1979.

8. *Elatine hydropiper* L. Широко распространен в Европе и изолированно в Восточной Сибири. Известен в Ивано-Арахлейских озерах:

оз. Ундугун и оз. Шакша (Дулепова, Владимирова, 1968); в оз. Сикили в Верхнеангарской долине (Иванова, 1978); в устье р. Селенги; в Муйской котловине близ оз. Белое море. В Иркутской обл. собран лишь в р. Ангаре у г. Братска. Наши находки дополняют сведения о распространении вида на территории Иркутской обл. и Бурятской АССР.

Иркутская обл.: Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, оз. Кунерма, 5 VIII 1979.

Бурятская АССР: Северо-Байкальский р-н, устье р. Кичеры, 22 IX 1979.

Все гербарные экземпляры переданы в Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР.

В заключение считаем своим долгом выразить искреннюю признательность М. М. Ивановой за просмотр наших материалов по роду *Carex*.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. (1978). Материалы к флоре бассейна Киренги и верховьев Нижней Тунгуски. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Дулепова Б. И., Владимирова З. Ф. (1968). Новые и редкие для Забайкалья виды гидрофитов. Бот. ж., 53, 8. — Иванова М. М. (1978). Флора Верхнеангарской долины. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Иванова М. М. (1979). Находки во флоре северо-восточной части Иркутской области (Мамско-Чуйский район). Бот. ж., 64, 8. — Определитель высших растений Якутии. (1974). Новосибирск, Наука. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири. 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора Центральной Сибири. (1979). 1—2. Новосибирск, Наука.

Лимнологический институт СО АН СССР,
пос. Лиственничное Иркутской обл.

Получено 29 IX 1980.

УДК 581.527.7 (470.13)

Л. В. Вайсберг, В. А. Мартыненко, Г. П. Рочева

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ В КОМИ АССР

L. V. VAISBERG, V. A. MARTYNENKO, G. P. ROCHEVA. NEW ADVENTIVE PLANTS FROM KOMI ASSR

Сообщается о нахождении 9 видов новых адвентивных растений на территории Коми АССР.

Сведения о заносных видах, встреченных на территории Коми АССР и Архангельской обл., обобщены во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977) и отдельных публикациях (Гусев, 1975, 1980). Однако с течением времени появляются новые находки, а уже известные виды обнаруживаются в новых районах. В окрестностях больших городов заносная фракция составляет существенную часть флоры. Так, из 600 видов сосудистых растений, отмечаемых около г. Сыктывкара и в его пределах, около 80 видов являются адвентивными. Нами приводятся 9 видов растений, впервые найденных в Коми АССР. Все собранные экземпляры хранятся в Гербариях Сыктывкарского государственного университета и Коми филиала АН СССР.

Anthyllis maritima Schweigg. Два цветущих экземпляра собраны у дороги за ж.-д. вокзалом г. Сыктывкара (сборы студенток Л. Булышевой и В. Самсоновой, 17 VII 1978). Ближайшие местонахождения этого вида: с. Карпогоры и устье р. Пачуги в бассейне р. Северной Двины и дер. Федово в бассейне р. Онеги Архангельской обл.

Anthyllis vulneraria L. s. str. Одно цветущее растение найдено 29 VII 1978 у полотна ветки железной дороги, идущей от ст. Сыктывкар в сторону ботанического сада Сыктывкарского государственного университета. Ранее указывалось для Архангельской обл.

Cardaria draba (L.) Desv. Цветущие и плодоносящие экземпляры собраны на ж.-д. насыпи в г. Сыктывкаре 6 VII 1977. Для северо-востока европейской части СССР приводится впервые. В умеренных районах Европы и Азии довольно обычное растение.

Cicer arietinum L. Найдено в фазе плодоношения на песке в окрестностях пос. Усогорск 9 VII 1970. В 50-е годы вид культивировался на небольших делянках в ботаническом саду Педагогического института в Сыктывкаре (сборы Т. П. Кобелевой). В подзоне северной тайги отмечается впервые.

Gypsophila elegans Bieb. Найдено как сорное на газоне в г. Сыктывкаре 16 VII 1977. В 1978 г. собрано повторно А. А. Кустышевой. Вероятно, занесено с семенами газонной смеси. Ранее для северо-востока европейской части СССР не указывалось.

Lepidium densiflorum Schrad. Встречено у ж.-д. полотна на ст. Язель в фазе цветения и плодоношения 29 VII 1978. На северо-востоке европейской части СССР отмечается впервые.

Linaria bipartita (Vent.) Willd. Найдено А. А. Кустышевой как сорное в фазе цветения 28 VII 1962 на газоне среди посеянных трав в г. Сыктывкаре. В других областях известно в культуре, иногда дичает.

Melilotus wolgicus Poir. Одно цветущее растение собрано З. Г. Улле 31 VIII 1978 на обочине дороги около пос. Верхняя Максаковка. Ранее для Коми АССР не указывалось, ближайшие местонахождения — г. Архангельск (заносное) и юг Волжско-Камского района.

Nonea pulla (L.) DC. Найдено в фазе цветения 4 VII 1978 у полотна железной дороги, ведущей к лесозаводу в окрестностях г. Сыктывкара. Для Коми АССР ранее не отмечалось, в Архангельской обл. — г. Котлас, Онега, Мезень, Архангельск.

ЛИТЕРАТУРА

Гусев Ю. Д. (1975). Новые сведения о распространении адвентивных растений на Северо-Западе СССР. Бот. ж., 60, 3. — Гусев Ю. Д. (1980). Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР. Бот. ж., 65, 2. — Флора северо-востока европейской части СССР. (1974—1977). 1—4. Л., Наука.

Сыктывкарский государственный университет,
Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 17 VI 1980.

УДК 581.527.7 (470.34)

Н. Г. Ильминских, А. В. Димитриев, Л. В. Мильчаков

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЯХ ВО ФЛОРЕ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КРАЯ

N. G. ILMINSKIKH, A. V. DIMITRIEV, L. V. MILCHAKOV. ON SOME RARE AND NEW ADVENTIVE PLANTS IN THE FLORA OF VOLGA-KAMA REGION

В течение мая—октября 1979 г. мы проводили обследование адвентивной флоры ряда пунктов автономных республик Волжско-Камского края (ВКК) [1] преимущественно на ж.-д. станциях. В результате был обнаружен ряд редких и новых для региона видов растений.

---

[1] Волжско-Камский край нами принят в границах Чувашской, Татарской и Удмуртской автономных республик.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen.[2] Этот американский вид, широко распространившись в южных областях европейской части СССР, в последние годы продвигается и в более северные области; он отмечен уже в Карелии и Ленинградской обл. (Гусев, 1968), в Калининградской, Новгородской и Псковской областях (Гусев, 1973). В пределах ВКК впервые обнаружен в 1976 г. в Удмуртской АССР (Бузанов и др., 1977). Нами найдено два мощных высотой около 1 м цветущих и плодоносящих растения этого вида на междупутьях грузовой ж.-д. ветки на территории речного порта г. Казань Татарской АССР (30 IX 1979). Обнаружен также в Чувашской АССР на междупутьях железной дороги ст. Чебоксары в количестве 25 экземпляров, из которых два растения были хорошо развиты и находились в фазе отцветания и плодоношения, а остальные особи были низкорослы (10—40 см), с цветками и бутонами (5 X 1979). Для Татарской и Чувашской автономных республик этот вид приводится впервые.

Xanthium spinosum L. В пределах ВКК отмечался лишь в 1924—1925 гг. в Казани на ул. Подлужной на мусорном месте (Афанасьева, 1926). Повторных находок этого вида в крае не было. Нами найден один вегетирующий экземпляр на ж.-д. полотне ст. Казань (3 IX 1979). По-видимому, семезачатки растения изредка заносятся на территорию ВКК, но натурализоваться в условиях края этот вид не может; его следует считать эфемерофитом.

Xanthium riparium Itz. et Hertsch. Впервые мы наблюдали это растение на песчаных наносах островов р. Волги напротив г. Казань 8 VII 1974. Впоследствии этот вид был найден и на территории города. Ежегодно можно наблюдать его большие заросли, нередко вместе с *X. strumarium* L., на свалках (ул. Абжалилова), пустырях (ул. Фрезерная, ул. М. Гафури, ул. Кирова), песчаных обнажениях (Девликеевский овраг, ул. Гривская). В районах новостроек Казани *X. riparium* встречается даже чаще, чем обычный вид *X. strumarium*. О нахождении этого растения на ж.-д. насыпях в северной Татарии, в том числе и в г. Казани, а также в Удмуртской и Марийской автономных республиках уже сообщал Ю. Д. Гусев (1977а, б). Нами найдено несколько растений с плодами также на ж.-д. ст. Чебоксары (4 X 1979) — первая находка *X. riparium* в Чувашской АССР.

Phalaris canariensis L. В регионе очень редкое адвентивное растение: отмечен единственный экземпляр в Удмуртской АССР, в г. Ижевске, на ж.-д. путях (Бузанов и др., 1977). В г. Казань нами найдено 28 VII 1977 семь экземпляров этого вида с завязавшимися плодами (переулок Школьный, у забора). В последующие годы растение здесь уже не наблюдалось. В Чувашской АССР обнаружен один плодоносящий экземпляр на ж.-д. полотне в г. Чебоксары (5 X 1979). Для Чувашии и Татарии приводится здесь впервые. Эфемерофит.

Aegilops cylindrica Host. Обнаружено 3 цветущих экземпляра на ж.-д. насыпи близ «Остановочной платформы 793 км» в Ленинском р-не г. Казань (10 VI 1978). В 1979 г. местонахождение уже не подтвердилось. Как в целом на территории ВКК, так и в Татарской АССР указаний о находках этого вида не было. Эфемерофит.

Hordeum jubatum L. В регионе раньше было известно одно местонахождение — г. Казань («Флора СССР», 2, 1934). В последующие годы растение не наблюдалось и, вероятно, поэтому было исключено М. В. Марковым (1961) из состава злаков Татарской АССР. Нами найдена небольшая куртинка плодоносящих растений этого вида 1 IX 1978 на ж.-д. полотне между станциями Казань и Вахитово. В 1979 г. это местонахождение подтвердилось, и еще в пределах г. Казань этот вид нами был найден в пяти различных пунктах на ж.-д. насыпи, а также на куче щебня в Ленинском р-не города. В Удмуртии было известно 4 местонахождения в г. Ижевске (Бузанов и др., 1977). Нами также найден один плодоносящий экземпляр этого вида в г. Ижевске — в щели асфальтового покрытия на перекрестке улиц Советской и Удмуртской (28 IX 1979). В Марийской АССР это растение в диком виде пока не отмечено, но нахождение его возможно: в г. Йошкар-Ола любители широко культивируют этот вид. По-видимому, *H. jubatum* в последние годы проявляет определенную тенденцию к натурализации в условиях ВКК.

---

[2] Названия растений приведены по «Флоре СССР» (тт. 1—30) и согласованы со «Сводом дополнений и изменений к „Флоре СССР“» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Lolium multiflorum Lam. Раньше в число злаков Татарии не включался (Марков, 1961). В Удмуртской АССР отмечен в г. Ижевске (Ефимова, 1972). В Казани встречается редко на обнаженном грунте (ул. Тэцевская, ул. Сибирский тракт) и на газонах в центральной части города. Несколько плодоносящих растений было отмечено нами также на ж.-д. полотне в г. Чебоксары, близ ж.-д. вокзала (4 X 1979) — первая находка этого вида в Чувашии. Вероятно, эпекофит.

Leymus racemosus (Lam.) Tzvel. Указания о нахождении этого вида в регионе нам неизвестны. Обнаружено несколько больших зарослей на высокой насыпи грузовой ж.-д. ветки близ ул. Воровского в Казани. Растения были хорошо развиты и находились в фазе отцветания (27 VI 1979).

Elymus sibiricus L. В ВКК до сих пор этот вид был известен лишь из окрестностей г. Казань («Флора европейской части СССР», 1974). Нами найдена большая куртина на ж.-д. насыпи в Казани, близ ж.-д. вокзала; растения находились в фазе отцветания (29 VI 1979).

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel. Группа плодоносящих растений этого вида отмечена на высокой ж.-д. насыпи близ ст. Ометьево в г. Казань (18 VII 1979).

Polypogon monspeliensis (L.) Desf. В европейской части СССР это крайне редкий заносный вид: достоверно он отмечен лишь в дельте Дуная («Флора европейской части СССР», 1974). Нами найдено несколько десятков растений этого вида с осыпающимися плодами на ж.-д. полотне в г. Чебоксары (4 X 1979). Это — первая находка как в Чувашской АССР, так и в целом в ВКК.

Reseda lutea L. Один цветущий экземпляр этого вида найден на ж.-д. полотне в районе Силикатного завода в г. Казань (5 VIII 1978). Также один экземпляр с цветками и плодами собран на ж.-д. насыпи близ ст. Чешлама Чувашской АССР (5 IX 1979) — первая находка *R. lutea* в этой республике. В Удмуртской АССР этот вид был обнаружен на ж.-д. насыпях еще в 1957 г. (Ефимова, 1961).

Atriplex tatarica L. — обычное растение на многих типах рудеральных местообитаний в г. Казань. В Чувашии до сих пор не отмечался. Нами собраны плодущие экземпляры этого вида на ж.-д. полотне в г. Чебоксары (30 IX 1979).

Polygonum patulum Bieb. В регионе до последнего времени был известен лишь в г. Ижевске Удмуртской АССР (Бузанов и др., 1977). Мы нашли несколько плодущих экземпляров в г. Чебоксары в устье р. Чебоксарки, близ грузового речного порта (4 X 1979), для Чувашии отмечается впервые.

Onobrychis arenaria (Kit.) DC. Отмечен один цветущий экземпляр в Ленинском р-не г. Казань на полотне грузовой ветки железной дороги, прямо возле рельсов (27 VI 1979). В пределах ВКК — очень редкий вид. Найден также в Удмуртии (Бузанов и др., 1977).

Anthyllis macrocephala Wend. Небольшое пятно из цветущих особей этого вида было отмечено на высокой песчаной насыпи ж.-д. моста возле ул. Горьковское шоссе, г. Казань (22 VI 1979). В Удмуртии также отмечен на ж.-д. насыпи (Бузанов и др., 1977).

Anchusa officinalis L. В пределах ВКК был пока отмечен лишь в Удмуртии (Бузанов и др., 1977). Мы нашли один цветущий экземпляр в г. Казань, на ж.-д. насыпи близ ст. Дербышки (29 V 1979).

Potentilla heidenreichii Zimmeter. Несколько растений с плодами отмечено на междупутьях железной дороги на ст. Васильево Татарской АССР (5 IX 1979).

Arabis pendula L. Этот вид в изобилии встречается на одном из самых старых кладбищ г. Казань — Арском кладбище. В Удмуртии отмечен в одном из парков г. Ижевска (Ефимова, 1972). Приводим еще одно местонахождение этого вида в Удмуртской АССР: с. Старые Зятцы Якшур-Бодьинского р-на, в палисаднике одного из домов (30 VI 1979).

В дополнение к нашему предыдущему сообщению (Димитриев, Ильминских, 1979) приводим здесь другие местонахождения редких в Чувашии заносных видов растений, обнаруженные в 1979 г.: *Salsola collina* Pall., *Amaranthus albus* L. — ж.-д. насыпи ст. Канаш, нередко; *Plantago indica* L. — ж.-д. насыпи ст. Чешлама, редко; *Lepidium densiflorum* Schrad. — на междупутьях железной дороги в городах Чебоксары, Канаш, нередко. На ж.-д. насыпи ст. Чешлама было найдено также три плодоносящих экземпляра вида *Gypsophila paniculata* L., который в сводке З. М. Кудановой (1965) для ж.-д. территорий не приводится.

В 1979 г. в тех же местах, что и в 1978 г. (Димитриев, Ильминских, 1979), были встречены *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel., *Salsola collina* Pall., *Tragopogon dubius* Scop., *Lepidium densiflorum* Schrad.

Commelina communis L. на прежнем месте нами уже не найдена. Вероятно, семена растения вымерзли в суровую зиму 1978—1979 гг. Таким образом, этот вид можно отнести в условиях ВКК к эфемерофитам.

Следует заметить, что значительную часть заносных видов мы обнаружили осенью. Можно высказать предположение, что в составе осенней флоры, изученной у нас еще недостаточно, несомненно будут найдены и другие адвентивные растения, которые будучи летом в ювенильном или вегетативном состоянии ускользают от внимания исследователей.

Гербарные образцы хранятся в Гербарии кафедры ботаники Удмуртского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева В. А. (1926). Заметка о растениях долины реки Казанки около города Казани. Отд. оттиск, в библ. БИН АН СССР, № В233. — Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В. (1977). Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск, Удмуртия. — Гусев Ю. Д. (1968). Новые и редкие адвентивные растения Ленинградской и Карельской флоры. Бот. ж., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1973). Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей европейской России. Бот. ж., 58, 6. — Гусев Ю. Д. (1977а). Проникновение новых адвентивных растений в Марийскую АССР по железной дороге. Бот. ж., 62, 3. — Гусев Ю. Д. (1977б). Материалы по адвентивной флоре Удмуртии. Бот. ж., 62, 5. — Димитриев А. В., Ильминских Н. Г. (1979). Новые заносные растения во флоре Чувашии. Бот. ж., 64, 7. — Ефимова Т. П. (1961). Адвентивные растения в Удмуртии. Бот. ж., 46, 7. — Ефимова Т. П. (1972). Определитель растений Удмуртии. Ижевск, Удмуртия. — Куданова З. М. (1965). Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары, Чув. кн. изд. — Марков М. В. (1961). Злаки Татарской АССР (Определитель). Казань, Изд. Казанск. унив. — Флора европейской части СССР. (1974). 1. Л., Наука. — Флора СССР, 2. (1934). М.; Л., Изд. АН СССР.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 2 IV 1980.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 581.3

VI МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО ЦИТОЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ (Люблин, Польская Народная Республика, 6—8 VI 1980)

M. S. YAKOVLEV, G. YA. ZHUKOVA. THE VI INTERNATIONAL SYMPOSIUM «ADVANCES IN PLANT CYTOEMBRYOLOGY» (LUBLIN, POLISH PEOPLE'S REPUBLIC, 6—8 VI 1980)

В начале июня 1980 г. в Люблине (Польская Народная Республика) состоялся очередной международный симпозиум, посвященный новейшим достижениям в области цитоэмбриологии растений.

Симпозиум проходил в одном из ведущих научно-педагогических учреждений ПНР — университете им. Марии Кюри-Склодовской. Этот университет был создан всего лишь 36 лет тому назад на освобожденной в июле 1944 г. от немецко-фашистских захватчиков территории Польши. Решение о создании в Люблине государственного университета было принято на заседании Польского Комитета национального освобождения 23 X 1944 г. по инициативе выдающегося польского биолога профессора Хенрика Раабе, ставшего первым ректором этого высшего учебного заведения. Тогда же было решено назвать университет именем великого польского ученого Марии Кюри-Склодовской. Благодаря огромному энтузиазму основателей университета, помощи государственной власти и общественных организаций, а также материальной помощи советского государства в виде научной литературы и учебной аппаратуры в короткий срок были преодолены все трудности, стоявшие перед первым в народной Польше высшим учебным заведением. 14 I 1945 г. состоялось официальное торжественное открытие начала первого учебного года. На пяти факультетах университета было всего 806 человек. В настоящее время университет состоит из 6 факультетов — математико-физико-химический, биологии и наук о Земле, юридический и административный, гуманитарных наук, экономический, педагогики и психологии. Медицинский, фармацевтический, сельскохозяйственный, ветеринарный и зоотехнический факультеты в разные годы выделились из университета, послужив основой для создания Медицинской и Сельскохозяйственной академий. В университете действуют 19 научных институтов, 102 кафедры, 11 кафедр вне университета, два межвузовских самостоятельных института — философии и социологии, политических наук. В настоящее время в университете обучается свыше 15 тыс. студентов, а профессорско-преподавательский состав вуза (с филиалом) насчитывает 3348 человек. Университет ведет большую консультационную работу, осуществляет широкое международное научное сотрудничество. Многие преподаватели вуза являются членами зарубежных научных обществ.

На открытии VI международного эмбриологического симпозиума были заслушаны приветствия ректора университета профессора доктора биологических наук В. Скшидло (W. Skrzydlo), президента общества дружбы университета В. Сладковского (W. Sladkowski), а также председателя оргкомитета предыдущего симпозиума профессора доктора биологических наук Фавр-Дюшартра (M. Favre-Duchartre, Франция). На симпозиуме присутствовало свыше 100 участников из 17 стран (ПНР, СССР, Нидерланды, Франция, ВНР, СРР, ЧССР, США, Канада, Великобритания, НРБ, ГДР, Швеция, Бельгия, Новая Зеландия, Япония, Китай). Наиболее представительными были делегации ПНР, СССР, Нидерландов и Франции.

На симпозиуме состоялось 8 заседаний, на которых было заслушано свыше 50 докладов. Кроме того, было выделено специальное время для обсуждения докладов-демонстраций.

Первое заседание было посвящено микроспорогенезу цветковых растений. Для решения проблем микроспорогенеза все более широкое применение находят электронная микроскопия, цитофотометрия, авторадиография, цитохимия полисахаридов и липидов, а также метод культуры тканей. На заседании были освещены следующие вопросы: 1) последовательный ход ультраструктурных изменений в протопласте развивающихся микроспор (H. G. Dickinson, Великобритания); 2) функции тапетума, заключающиеся в снабжении развивающихся микроспор углеводами (L. Albertini с соавторами, Франция) и предшественниками спорополленина (С. А. Резникова, СССР); 3) влияние различных факторов, в частности заражения паразитическими грибами (J. C. Audran, Франция) и действия низкими температурами (A. Souvré, L. Albertini, Франция), на развитие пыльцевых зерен; 4) характер морфологических и цитохимических различий в спородерме фертильной и стерильной пыльцы на примере *Vicia faba* (J. C. Audran, J. Bouillot, Франция).

Большое внимание было уделено биохимическому и цитохимическому исследованиям пыльника и пыльцы покрытосемянных и голосемянных растений (J. P. Mascarenhas, США; W. V. Dashek, R. R. Mills, США; A. Górska-Bryllass и др., ПНР; H. Miki-Hirosige, Япония). С помощью электрофореза удалось провести тончайшее исследование последовательного хода синтеза различных белков при прорастании и росте пыльцевой трубки (J. P. Mascarenhas). Показано, что 50% белков синтезируется в первые часы прорастания при участии м-РНК самого зрелого пыльцевого зерна, а 50% — на м-РНК, продуцированной растущей пыльцевой трубкой. В ходе прорастания пыльцевого зерна синтезируется свыше 300 различных белков.

Специальное заседание было посвящено обсуждению вопросов несовместимости, цитоплазматической мужской стерильности, а также расшифровке цитологических основ наследования. Профессор Р. Хагеманн (R. Hagemann, ГДР) предложил концепцию, объясняющую различные типы наследования, наблюдающиеся у цветковых растений. Согласно этой концепции, в основе наследования лежат три различных способа распределения пластид и митохондрий при образовании мужского гаметофита, включая и неравное распределение этих органелл.

Для выяснения причин несовместимости, приводящих к нарушению физиологического блока между пыльцой и сосочками рыльца, широко используется биохимический подход. Биохимические анализы позволяют выявлять наличие в тканях рыльца специфических белков — так называемых белков узнавания.

Большая часть докладов симпозиума была посвящена ультраструктурным аспектам мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка и процесса оплодотворения у покрытосемянных и голосемянных растений. В этих докладах нашли отражение современные представления об изменениях ультраструктуры и состава органелл протопласта при формировании зародышевого мешка (M. T. M. Willemse, Нидерланды; J. Bednara, M. Kuraś, B. Rodkiewicz, ПНР; K. Kudlicka, M. Kuraś, B. Rodkiewicz, ПНР), об особенностях структурной организации клеток зародышевого мешка (В. П. Банникова, СССР; M. Fougère-Rifot, Франция; M. N. Philipson, Новая Зеландия; K. Turala-Szybowska, ПНР; F. Kadej, ПНР; H. J. Wilms, Нидерланды), о механизме двойного оплодотворения и сопряженных с ним процессах (M. Favre-Duchartre, Франция; D. D. Cass, D. Russell, Канада; H. J. Wilms, Нидерланды; С. Н. Коробова, СССР; Н. С. Беляева, СССР; С. С. Татинцева, СССР).

На сессиях, посвященных вопросам апомиксиса и сравнительной эмбриологии главным образом покрытосемянных растений, были подведены итоги сравнительно-эмбриологических исследований ряда порядков и семейств (З. И. Никитичева, СССР; J. Malecka, ПНР), анализа апомиктичного и полового репродуктивных процессов у покрытосемянных растений (S. Asker, Швеция; R. Czapik, ПНР), а также обобщены имеющиеся данные о наличии адвентивной эмбрионии у *Angiospermae* (Т. Н. Наумова, СССР) и апогамии у папоротников (J. P. Tilquin, Бельгия).

При обсуждении вопросов эмбриогенеза были затронуты самые различные аспекты этого процесса. Вопросы теоретической эмбриологии были освещены в докладе профессора М. С. Яковлева (СССР), выступившего с концепцией о решающей роли различных типов мейоза в эволюции высших растений. На примере порядков *Ranales* и *Helobiales* профессор Ж. Гиньяр (J. L. Guignard, Франция) показал значение эмбриогении для решения некоторых кардинальных вопросов таксономии и филогении. Профессор П. Р. Белл (P. R. Bell, Великобритания) в своем докладе остановился на ультраструктурной характеристике микроспорогенеза папоротников. Применение электронной микроскопии позволяет вскрыть новые стороны гаметофитно-спорофитного цикла. Доклады чл.-корр. АН МССР А. А. Чеботаря (СССР) и О. Эрдельской (O. Erdelska, ЧССР) были посвящены некоторым аспектам вазимоотношения зародыша и эндосперма в ходе эмбриогенеза покрытосемянных растений. Профессор Краковского Ягеллонского университета М. Рычковский (M. Ryczkowski) успешно продолжает исследования по выяснению физико-биохимических градиентов в семяпочке на различных фазах эмбриогенеза. В качестве показателей этих градиентов берутся не только величина осмотического давления, но также скорость дыхания и свободные аминокислоты.

Изучение ультраструктуры пластидного аппарата в эмбриогенезе некоторых покрытосемянных растений позволило высказать некоторые представления о генезисе пластид и их онтогенетических преобразованиях (Г. Я. Жукова, СССР).

Отдельное заседание симпозиума было посвящено экспериментальной эмбриологии. Были рассмотрены вопросы экспериментального исследования дифференциации зародыша покрытосемянных (Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева, СССР), а также электронномикроскопического и биохимического исследования пластидного аппарата зародыша *Linum* (A. Pretová, ЧССР). Эмбриологи также ведут исследования процесса формирования пыльцы в условиях эксперимента (M. Willemse, Нидерланды), а также ее устойчивости к низким температурам (B. Barnabás, ВНР).

Советская делегация на VI международном симпозиуме по цитоэмбриологии растений была представлена эмбриологами 6 ботанических учреждений страны. В нее входили сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР г. Ленинграда (профессор М. С. Яковлев, заведующий лабораторией эмбриологии института — глава делегации, доктор биологических наук Т. Б. Батыгина, кандидаты биологических наук В. Е. Васильева, Г. Я. Жукова, С. Н. Коробова, Т. Н. Наумова, З. И. Никитичева), сотрудники Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Киев) заведующий отделом эмбриологии, доктор биологических наук В. П. Банникова и кандидат биологических наук С. П. Шпилевая, директор Ботанического сада АН МССР, член-корреспондент АН МССР А. А. Чеботарь (Кишинев), сотрудники Института ботаники АН ТССР г. Ашхабада доктор биологических наук Н. С. Беляева и кандидат биологических наук С. С. Татинцева, старший научный сотрудник Института ботаники АН ГССР (Тбилиси) доктор биологических наук Г. Е. Гваладзе и старший научный сотрудник Института ботаники АН УзССР (Ташкент) кандидат биологических наук Д. Ю. Турсунов. В докладах членов советской делегации нашли отражение различные направления исследований в области эмбриологии растений, ведущиеся в нашей стране.

Цитохимическое исследование зародышевого мешка *Nicotiana tabacum* L. показало, что развивающаяся яйцеклетка характеризуется длительным S периодом, менее продолжительным G_1 периодом и коротким G_2 периодом. Такое соотношение параметров митотического цикла отличает яйцеклетку от соматических клеток и развивающихся мужских гамет. Ядра яйцеклетки и центральной клетки отличаются друг от друга физико-химическим состоянием хроматина и количеством РНК. Эти ядра, однако, обладают функциональным сходством — они мало активны метаболически. Подобные показатели свойственны также лилии, пшенице и подсолнечнику (В. П. Банникова).

Изучение развития спермиев у представителей различных филогенетических групп покрытосемянных растений (С. С. Татинцева) показало, что спермиогенез протекает по общей схеме с завершением митотического цикла в пыльцевом зерне. Кроме того, сделан вывод о единообразии формы спермиев у покрытосемянных, которая рассматривается идеальной с точки зрения гидродинамических качеств у таких локомоторных структур, как спермии.

В докладе Н. С. Беляевой была изложена точка зрения автора на причины расхождения спермиев в зародышевом мешке покрытосемянных после выхода их из синергиды. Первый спермий движется благодаря активному привлечению его оболочкой яйцеклетки, а второй пассивно перемещается токами цитоплазмы в центральной клетке. Причиной изменения движения цитоплазмы является проникновение в нее спермия.

Цитологическое исследование процесса оплодотворения у *Scilla sibirica* и *Zea mays* позволило проследить поведение мужских и женских хромосом и ядрышек в ядре зиготы (С. Н. Коробова). Пространственное расположение хромосом в интерфазных половых женских ядрах аналогично таковому в ядрах соматических клеток: хромосомы связаны с оболочкой ядра не только теломерами, но и другими своими участками. Тело хромосомы между двумя соседними точками контактов образует петли, которые могут контактировать с ядрышком, если достигнут соответствующей длины. Длина петель хромосом половых ядер имеет явную видовую специфичность. В ядре зиготы и первичном ядре эндосперма наблюдается сегрегация мужского и женского хроматина. После уподобления мужских и женских хромосом друг другу по степени спирализации эту сегрегацию наблюдать трудно, но в профазе I деления эндосперма у кукурузы она отчетливо выявляется.

Исследование последовательных фаз оплодотворения у 5 видов сем. *Onagraceae* показало, что первый митоз в ядрах зиготы наступает после полного слияния ядер гамет (Г. Е. Гваладзе). Это позволило прийти к заключению, что оплодотворение у изученных видов протекает по промежуточному типу.

Экспериментальное исследование дифференциации зародыша у некоторых покрытосемянных растений позволило выявить одну из фаз эмбриогенеза, названную авторами критической, начиная с которой зародыш становится независимым от материнского организма, автономным (Т. Б. Батыгина, В. Е. Васильева). Одним из признаков автономности считается способность зародыша расти на безгормональной среде и развиваться в нормальное растение. Автономность зародыша лотоса, например, отмечена на 10—11-й день после опыления. Автономность зародыша рассматривается как генетический признак, заслуживающий специального исследования.

В лаборатории эмбриологии Ботанического сада АН МССР ведется экспериментальное исследование влияния различных факторов среды и физиологически активных веществ на процесс эмбрио- и эндоспермогенеза у ряда культурных растений (А. А. Чеботарь). На ранних фазах эмбриогенеза эндосперм играет не только трофическую роль, но является также одним из факторов дифференциации зародыша.

Эмбриологическое изучение *Euonymus* (*Celastraceae*), *Opuntia*, *Sarcococca* (*Buxaceae*), *Citrus limon*, *Poncirus trifoliata* (*Rutaceae*) показало, что развитие репродуктивных структур до и после цветения происходит у них с отклонениями от нормы. Наиболее резко они выражены в роде *Sarcococca*, полностью утратившем способность к амфимиксису. Делается вывод, что нуцеллярная и интегументальная эмбриония имеют большое значение для поддержания семенного воспроизведения указанных растений (Т. Н. Наумова).

Сравнительно-эмбриологическое исследование *Piperales* (З. И. Никитичева) подтвердило древнее происхождение и естественность таксона. Род *Peperomia* характеризуется слабо дифференцированным 16-ядерным зародышевым мешком и гомогенным клеточным высокополиплоидным эндоспермом, что редко встречается среди покрытосемянных. Более прогрессивное направление развития связано со специализацией элементов зародышевого мешка, ткани эндосперма и нуцеллярной ткани, наблюдаемой в родах *Piper* и *Houttuynia*.

При цитоэмбриологическом изучении сапониноносных растений Средней Азии из сем. *Caryophyllaceae* (Д. Ю. Турсунов) установлены причины низкой семенной продуктивности: 3 семяпочки из 4 заложившихся, как правило, отмирают; 30—34% семяпочек во время массового цветения поедается насекомыми (трипсами); во время массового созревания семян полностью высыхают вегетативные части растений.

Изучение ультраструктурных преобразований пластидома в эмбриогенезе некоторых покрытосемянных растений позволило высказать следующее предположение (Г. Я. Жукова). Пластиды готовой к первому делению зиготы цветковых растений генетически однотипны. Это происходит в результате определенных преобразований пластид гамет в ходе их слияния. В основе дальнейшей гистологической дифференциации пластид и их онтогенетической трансформации лежат дифференциация тканей зародыша и взрослого растения, а также смена функций пластид.

Исходя из наличия трех основных типов мейоза у растений (зиготного, спорогенного, гаметного) разработана концепция эволюции основных групп сосудистых растений (М. С. Яковлев). В основе эволюции цветковых растений лежит гаметный тип мейоза, голосемянных — спорогенный и всех остальных — зиготный.

Хочется отметить прекрасную организацию VI международного эмбриологического симпозиума. Организация столь представительного симпозиума — дело трудное, и тем не менее польские ученые во главе с профессором Б. Родкевичем успешно справились с ним. Заседания носили четкий и деловой характер. Строго соблюдался регламент выступлений.

Для советских эмбриологов значительный интерес представил высокий методический уровень заслушанных материалов исследования — электронная микроскопия, цитофотометрия, авторадиография, цитохимия, электрофорез белков, метод культуры тканей и др. Симпозиум продемонстрировал возросший интерес эмбриологов к целому ряду дискуссионных вопросов. Многие доклады были посвящены коррелятивному развитию различных структурных компонентов семяпочки и их функциональному взаимодействию. Проявился значительный интерес эмбриологов к особенностям ультраструктуры зон контакта между различными элементами зародышевого мешка и окружающих тканей семяпочки, к цитохимии и биохимии клеточных оболочек (J. Bednara, M. Kuraŝ, B. Rodkiewicz, ПНР; M. Fougère-Rifot, Франция; H. Dickinson, Великобритания; D. Bell, Великобритания, и др.). Большое внимание было уделено также и пластидному аппарату растения, ультраструктуре и поведению пластид в процессах микро- и мегаспорогенеза, эмбрио- и эндоспермогенеза. Это нашло отражение в докладах Р. Хагеманна (R. Hagemann ГДР), А. Претовой (A. Pretová, ЧССР), Г. Я. Жуковой (СССР), Беднары, М. Кураса и Б. Родкевича (J. Bednara, M. Kuraŝ, B. Rodkiewicz, ПНР), М. Фужер-Рифо (M. Fougère-Rifot, Франция), Х. Г. Дикинсона (H. G. Dickinson, Великобритания) и П. Белла (P. Bell, Великобритания). Изучение ультраструктуры пластидома в указанных процессах представляет большой интерес для расшифровки цитологических основ наследования.

В беседах с зарубежными учеными поднимался вопрос о расширении международных научных связей путем взаимного обмена сотрудниками для прохождения стажировки. К числу лабораторий, представляющих большой интерес для обмена опытом эмбриологических исследований, следует прежде всего отнести лабораторию ботаники Вагенингенского университета (Нидерланды), Лабораторию ботаники университета Бордо (Таленс, Франция), Лабораторию ботаники Института ботаники САН в Братиславе (ЧССР), Отдел генетики секции биологических наук Университета Мартина Лютера в Халле-Виттенберге (ГДР) и другие лаборатории.

Очередной VII международный эмбриологический симпозиум решено провести в Праге (ЧССР) в 1982 г. Намечена программа и дальнейших подобных встреч эмбриологов различных стран с интервалом в 2 года в Нидерландах и Франции.

М. С. Яковлев, Г. Я. Жукова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1980.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58(208)

ЗАСЕДАНИЕ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЙ КОМИССИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА, ПОСВЯЩЕННОЕ КАРТАМ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТЕРРИТОРИИ СССР В ГОЛОЦЕНЕ

L. A. KUPRIANOVA. THE SESSION OF THE PALYNOLOGICAL COMMISSION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY DEDICTATED TO THE MAPS OF VEGETATION OF THE TERRITORIAE USSR IN THE HOLOCENE

На заседании палинологической комиссии ВБО 13 V 1980 г. состоялся доклад **Н. А. Хотинского** (Институт географии АН СССР, Москва) «Карты растительности территории СССР в голоцене (три хроносреза: 8500, 5500, 3500 лет назад)».

Как отметил докладчик, показанные им карты представляют собой часть работы по составлению атласа «Палеогеография территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене». В целом атлас будет содержать серию карт растительности, почв, вечной мерзлоты, климата и других компонентов природной среды в позднем плейстоцене и голоцене. В докладе было сказано только о голоценовых картах, которые будут изданы под редакцией М. И. Нейштадта и Н. А. Хотинского, являющихся руководителями работ по составлению карт.

Хотинский продемонстрировал 3 карты растительности голоцена СССР: 1 — карта растительности в бореальное время (около 8500 лет назад), 2 — карта растительности в позднеатлантическое время (около 5 тыс. лет назад); 3 — карта растительности в среднесуббореальное время (около 3500 лет назад). Масштаб карт в оригинале — 1 : 8 млн., при издании — 1 : 15 млн. В основу построения голоценовых карт растительности положены результаты палинологического изучения около 700 разрезов и примерно 270 датировок по C^{14}.

На картах показаны следующие типы растительности: тундровый, бореальный, неморальный, степной, пустынный. В рамках этих типов выделяются группы растительных формаций, которые соответствуют формациям, представленным на современных картах растительности. Особый интерес слушателей вызвали показанные на картах масштабы зональных сдвигов и миграционных, автохтонных процессов в истории развития растительного покрова.

Хотинский сообщил, что региональными кураторами по составлению карт являются А. А. Сейбутис, А. Т. Артюшенко, Г. А. Елина, Т. А. Серебрянная, В. С. Волкова, О. Л. Лисс, В. А. Белова, А. В. Ложина, Т. Н. Каплина, Т. Д. Боярская и Г. М. Левковская.

Доклад вызвал оживленную дискуссию. Приведу здесь некоторые выступления. **Е. М. Лавренко** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН) отметил огромную работу, проведенную по составлению карт, и несомненную пользу, которую она принесет. Палинологам необходимо как можно больше знать о современной растительности и стремиться к более точным определениям пыльцы и спор, в связи с чем требуется применение новой электронной техники. Обидно, что степные и пустынные зоны на картах остались в основном белыми пятнами.

Большое значение для реконструкции растительности прошлого имеют изучение поверхностных проб, летучести пыльцы, формирования спорово-пыльцевых спектров на поверхности почвы. Естественный покров меняется, и поэтому пробы следует брать в мало измененных сообществах. Необходимо созвать методическое совещание по всем этим вопросам.

В. И. Хомутова (Институт озероведения АН СССР) сказала, что при такого рода работе хорошими объектами являются разрезы крупных озер, таких как Ладожское, Онежское. Здесь сама природа дает нам обобщенные диаграммы.

Е. Г. Бобров (БИН) отметил, что составление карт голоцена потребовало большой работы. Такие карты нужны самым различным специалистам. Хотелось бы обратить внимание на некоторые недочеты, а именно на недостоверность некоторых определений пыльцы: например, традиционно указывается пыльца *Picea omorika* для Дальнего Востока, тогда как эта секция рода там никогда не была представлена; таких исправлений определений в палинологической литературе множество, и это надо учитывать. Может быть, было бы полезно критически пересмотреть списки находок и проверить номенклатуру видов.

Л. А. Куприянова (БИН) сказала, что составление карт растительности голоцена СССР подводит итог работы палинологов за многие годы. Карты являются полезным пособием для ботаников, географов, геологов, археологов, палинологов. Но сделаны они, к сожалению, на уровне родовых и семейственных определений, что, конечно, не удовлетворяет современным требованиям. Необходимо также отметить, что и в настоящее время работы по пыльцевому анализу еще ведутся почти без видовых определений. Эти карты — первое большое обобщение работ по пыльцевому анализу, и надо надеяться, что их появление будет стимулировать дальнейшие исследования в этой области.

В заключение было высказано пожелание о скорейшем опубликовании карт.

Л. А. Куприянова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 X 1980.

ИНФОРМАЦИЯ О ПРОВЕДЕНИИ III МЕЖДУНАРОДНОГО КОНГРЕССА ПО ЭКОЛОГИИ В ВАРШАВЕ (ПНР) В 1982 г.

Третий Международный конгресс по экологии состоится в Варшаве (ПНР) 5—11 IX 1982 г. под эгидой Международной ассоциации экологов (INTECOL), секции экологии Международного союза биологических наук и Польской Академии наук.

Основная тема будущего конгресса «Экология как основа средорегулирования и человеческого благосостояния». В программу его входят 6 основных пленарных заседаний и тематически связанные с ними секционные заседания, а также специальные симпозиумы, организуемые рабочими группами INTECOL. Ниже перечислены темы планируемых симпозиумов.

A. Процессы, интегрирующие экосистемы и ландшафт. A.1. Поток энергии как фактор, интегрирующий экологические единицы (environmental units).A.2. Механизмы переноса, обмена и накопления вещества в различных экологических выделах (environmental units). A.3. Биоценотические и популяционные взаимозависимости между экосистемами. A.4. Экология контактных зон, экотопов и барьерных зон между экосистемами. A.5. Проблемы, связанные с изучением полиэкосистемных единиц. A.6. Методики изучения крупных экологических систем (включая моделирование).

B. Прогресс в понимании взаимодействий организмов в экологических системах. B.1. Роль паразитов в экологических системах. B.2. Экология и этология: синтетический подход. B.3. Демография растений. B.4. Взаимоотношения хищника и жертвы. B.5. Стратегии и тактики жизненных циклов. B.6. Эволюционная экология и генетика.

C. Восстановление и стабилизация качества среды. C.1. Теория и практика методов восстановления применительно к водным системам. C.2. Экологические проблемы восстановления ландшафта. C.3. Экологический мониторинг как программа контроля и наблюдения над качественным состоянием среды и ее компонентов. C.4. Участки с охраняемой средой и биосферные заповедники. C.5. Экологические последствия вымирания. C.6. Стратегия достижения стабильности экологических систем.

D. Экологическая основа повышения биологической продукции. D.1. Воздействие изменения среды и технологии на продуктивность и стабильность сельскохозяйственных и лесных систем. D.2. Влияние контроля над вредными видами на продукцию и качество среды. D.3. Экологические следствия севооборота, селекции и ландшафтного планирования; экологические рекомендации сельскому хозяйству и лесному ландшафтному планированию. D.4. Экологическое значение традиционных и альтернативных (нетрадиционных) методов ведения сельского хозяйства. D.5. Воздействие агрокультуры на типы круговорота вещества и энергии в умеренных и тропических системах. D.6. Влияние аквокультур на экологию водных систем.

E. Технологическое воздействие человека на среду. E.1. Перемещение, круговорот и накопление токсичных веществ и загрязнителей в окружающей среде. E.2. Воздействие загрязнителей на различные экосистемы: структура и функции. E.3. Биоиндикация загрязнителей на уровне организма и уровне экосистем. E.4. Засоление почв и вод. E.5. Радиоактивное загрязнение среды. E.6. Типы, процессы и стратегии восстановления экосистем от стресса.

F. Использование экологической экспертизы в регулировании ресурсов и региональном планировании.

Планируются также заседания следующих рабочих групп INTECOL: G.1. Статистическая экология. G.2. Физиологическая экология (о переносе лабораторных данных в полевые исследования, и наоборот). G.3. Экология города. G. 4. Экологическое образование. G.5. Водная экология (на заболоченных территориях). G.6. Зерноядные птицы. G.7. Специальный симпозиум «Экология полярных областей».

Каждое заседание будет организовано конвинерами (организаторами), назначенными руководящим комитетом (Steering Committee).Устные (15 мин.), предварительно отобранные конвинерами и стендовые доклады-демонстрации, а также научные фильмы — основные формы активного участия в работе конгресса. Официальный язык конгресса — английский. Вступительные взносы: для участников — 100 американских долларов, для сопровождающих лиц и для студентов — 60 долларов. Первое извещение, включающее все необходимые детали и форму предварительного заявления, распространено в начале 1981 г. Всю корреспонденцию и все запросы о научной информации следует посылать авиапочтой по адресу:

Congress Secretariat of III INTECOL Congress, Institute of Ecology, Dziekanow Lesny,
05-150 Lomianki, Poland,
или по телексу 817378 IE PAN PL.

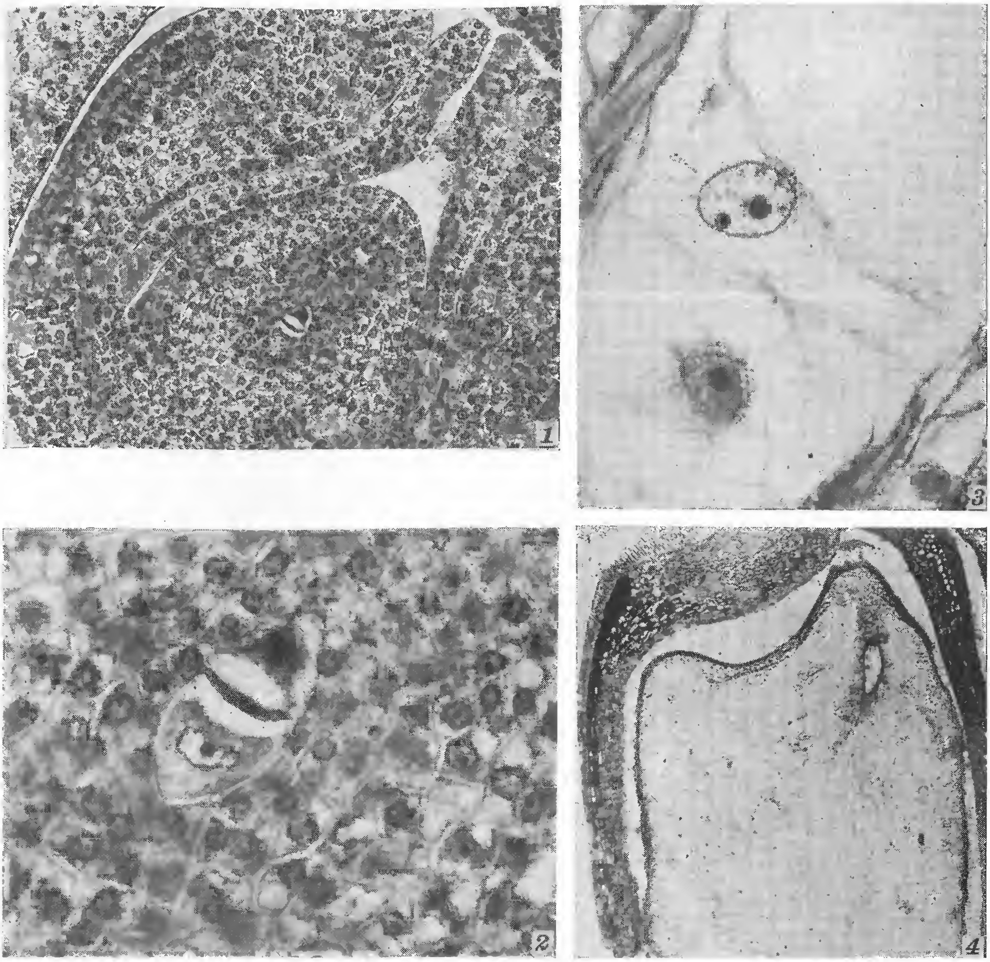


Рис. 4. Развитие репродуктивных структур у представителей сем. *Buxaceae*.

1 — семяпочка *Buxus sempervirens* на стадии дифференциации в ней тетрады мегаспор, *2* — тетрада мегаспор *B. sempervirens*, *3* — клеточный эндосперм *Notobuxus acuminata* на начальных стадиях развития, *4* — микропилярная часть семяпочки *Buxus sempervirens* со зрелым зародышевым мешком.

К ст. С. А. Резниковой, М. Т. М. Виллемсе, с. 1157

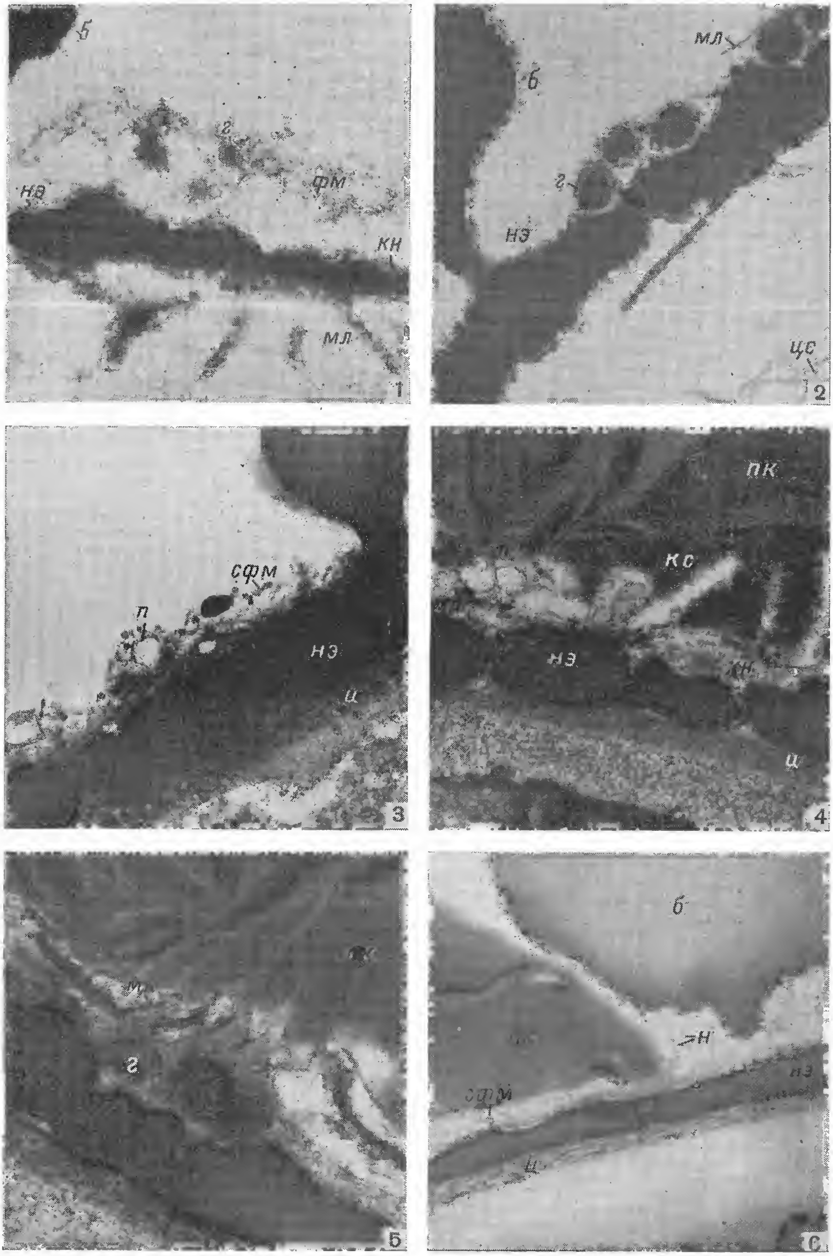


Рис. 1. Формирование оболочки пыльцевого зерна лилии сорта Enchantment.

1 — экзина молодой микроспоры; *2* — то же, вакуолизированная микроспора; *3* — фрагмент оболочки микроспоры на стадии поздней интерфазы; *4*, *5* — полленкит на поверхности молодого пыльцевого зерна; *6* — фрагмент оболочки пыльцевого зерна накануне раскрытия пыльника. Увел.: *1* — 50 000; *2*—*4*, *6* — 25 200; *5* — 45 500.

б — бакула; *г* — глобула; *нэ* — нэкзина; *фм* — фибриллярный материал; *кн* — канал в нэкзине; *мл* — мембраноподобная ламелла; *цс* — цитоплазма споры; *п* — пузырек; *сфм* — сгустки фибриллярного материала; *и* — интина; *пк* — полленкит; *кс* — каналообразная структура в полленките; *н* — нити, формируемые фибриллярным материалом.

К с. 1158

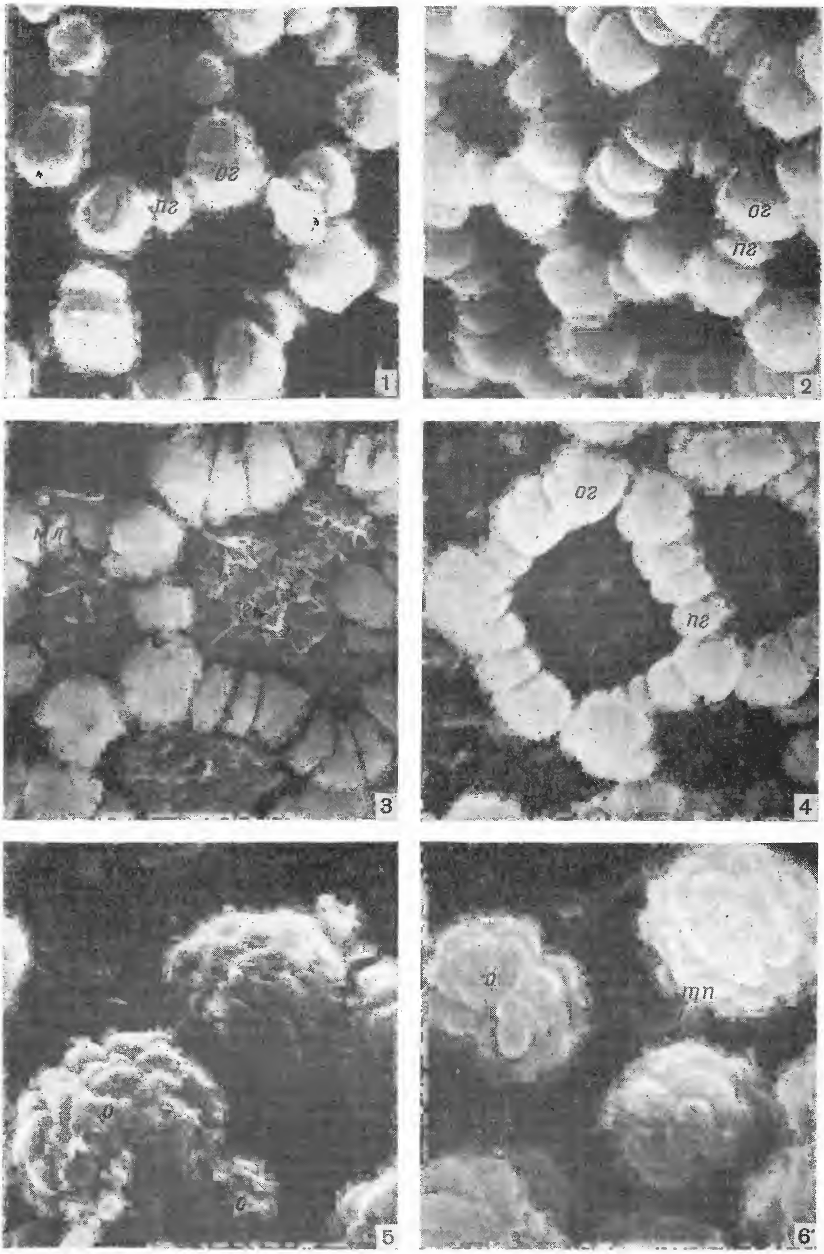


Рис. 2. Наружная поверхность оболочки пыльцевых зерен и орбикул на разных этапах микроспорогенеза.

1 — поверхность молодой микроспоры (видны расстояния между головками бакул); *2* — более компактная экзина в конце стадии вакуолизированных микроспор; *3* — поверхность молодого пыльцевого зерна, головки бакул более плоские и рассеченные; *4* — за два дня до раскрытия цветка, экзина компактна; *5* — варьирование размеров орбикул на постмитотических этапах развития пыльника; *6* — орбикулы зрелого пыльника, у основания орбикул видны связывающие их фибриллы. Увел.: *1—4* — 6000; *5*, *6* — 12 000.

ог — основная головка, *пг* — промежуточная головка, *о* — орбикула, *тп* — тапетальная пленка. Остальные обозначения, как на рис. 1.

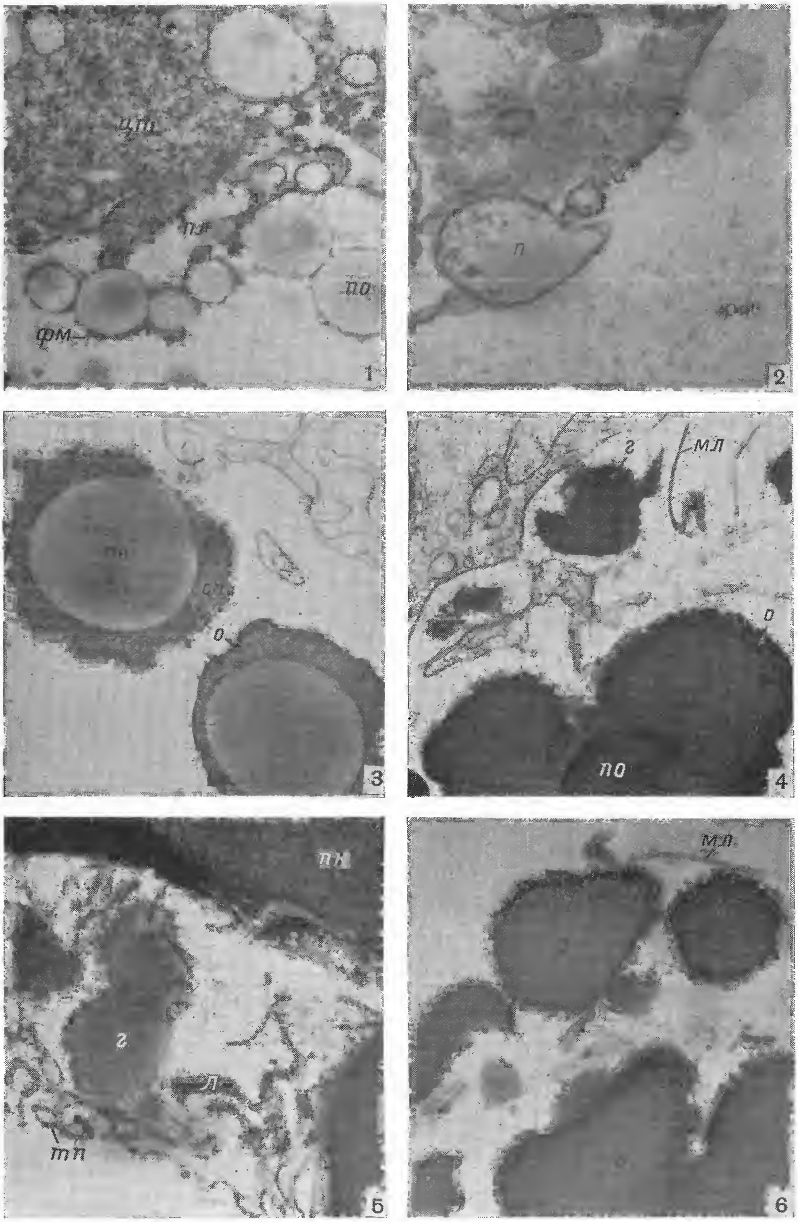


Рис. 3. Формирование орбикул.

1 — проорбикулярные тела около плазмалеммы тапетума на стадии диад микроспор; *2* — фибриллярный материал откладывается около плазмалеммы тапетума, стадия диад; *3* — орбикулы на стадии молодых микроспор; *4* — орбикулы и глобулы спорополленина на стадии вакуолизированных микроспор; *5* — отложение спорополленина на орбикулах в виде лент, в непосредственном контакте с полленкитом на стадии поздней интерфазы микроспор; *6* — отложение спорополленина на орбикулах и в зоне тапетальной мембраны на стадии молодых пыльцевых зерен. Увел.: *1*, *3*, *4*, *6* — 26 640; *2*, *5* — 48 100.

цт — цитоплазма тапетума, *пл* — плазмалемма. *по* — проорбикулярное тело, *сп* — спорополленин, *л* — ленты. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

К с. 1160

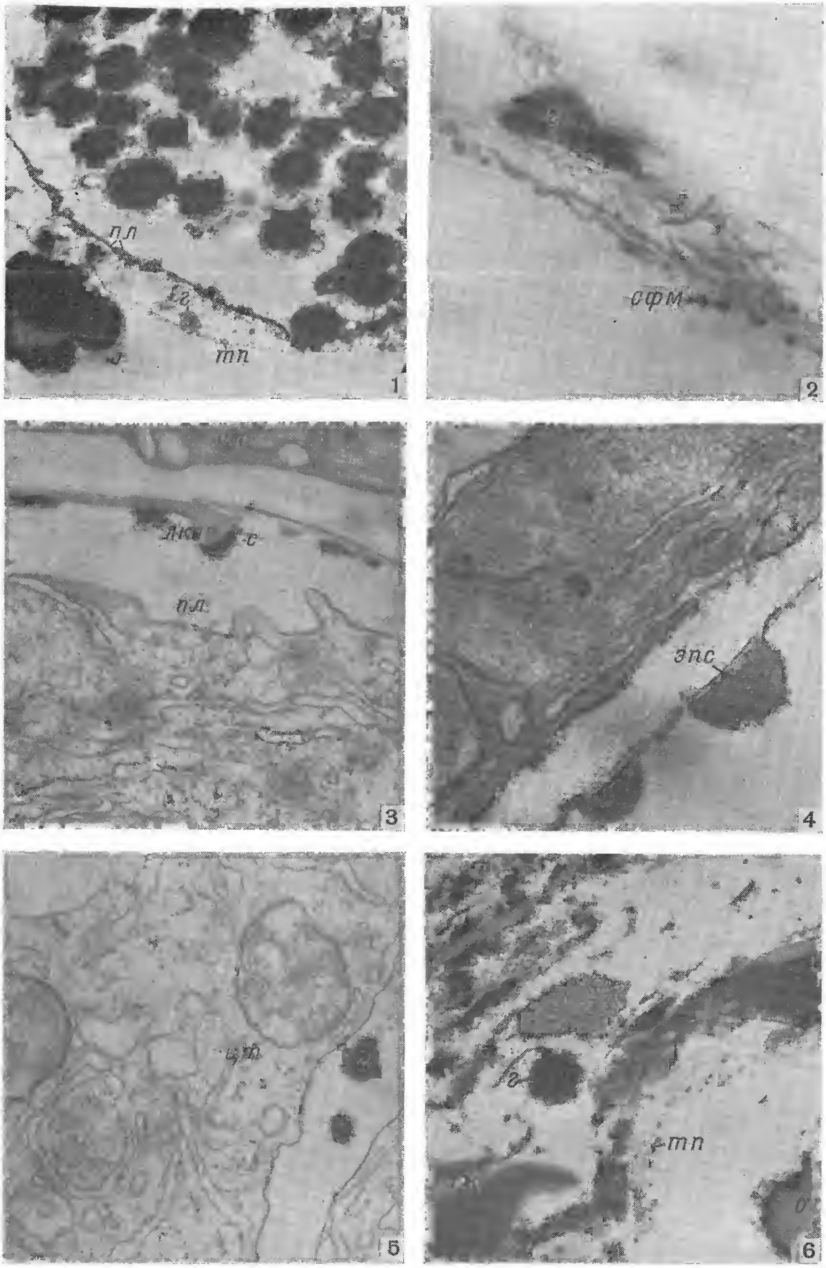


Рис. 4. Формирование комплексной тапетальной мембраны.

1 — тапетальная пленка в конце стадии вакуолизированных микроспор; *2* — тапетальная пленка на стадии поздней интерфазы; *3* — перитапетальная пленка на стадии молодых микроспор; *4* — перитапетальная пленка на стадии вакуолизированных микроспор; *5* — глобулы спорополленина в расширениях, формируемых эндоплазматическим ретикулумом в цитоплазме тапетума; *6* — фрагмент комплексной выстилающей мембраны пыльника за два дня до раскрытия цветка. Увел.: *1* — 6240; *2* — 56 000; *3*, *5*, *6* — 25 200; *4* — 70 000.

лкпп — липидный компонент перитапетальной пленки, *эпс* — электроннопрозрачный слой. Остальные обозначения, как на рис. 1—3.

К ст. А. С. Дариева, Е. Б. Культиасовой, с. 1206

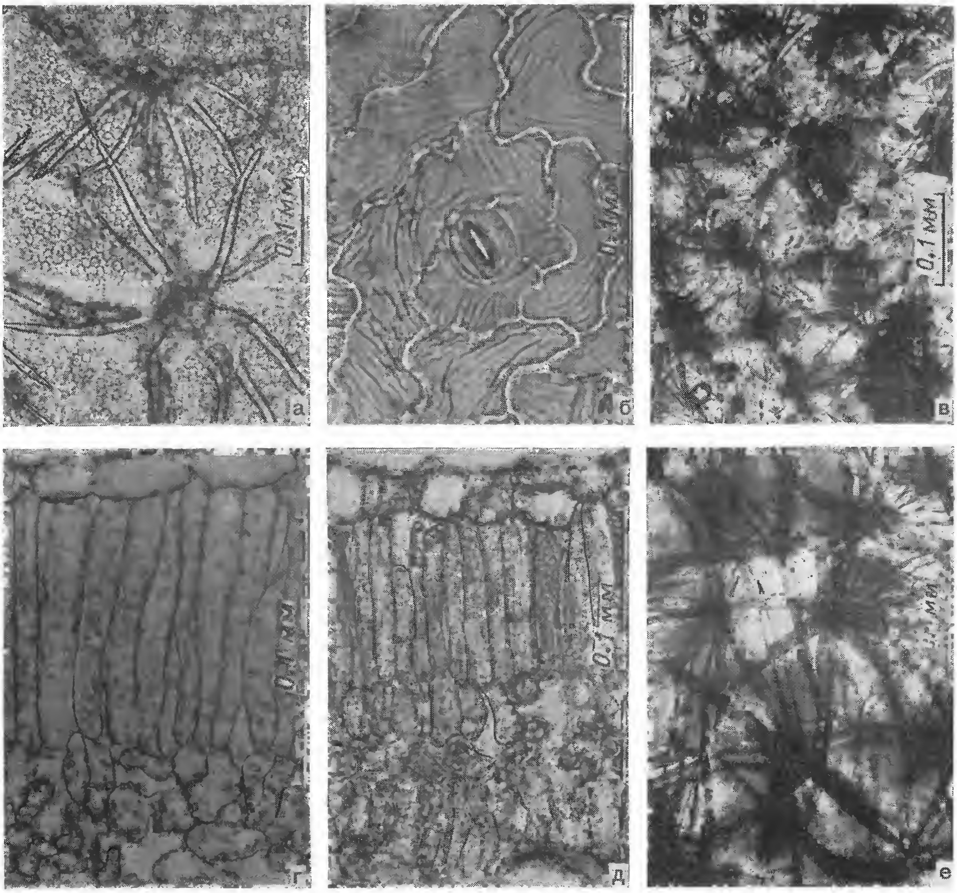


Рис. 1. Нижняя поверхность (*а—в*, *е*) и поперечный срез (*г*, *д*) листа видов рода *Gossypium*.

а — *G. lobatum*, *б* — кутикула листа *G. lobatum*, *в* — *G. australe*, *г* — *G. barbadense* ssp. *darwinii*, *д* — *G. stocksii*, *е* — *G. raimondii*.

К с. 1208

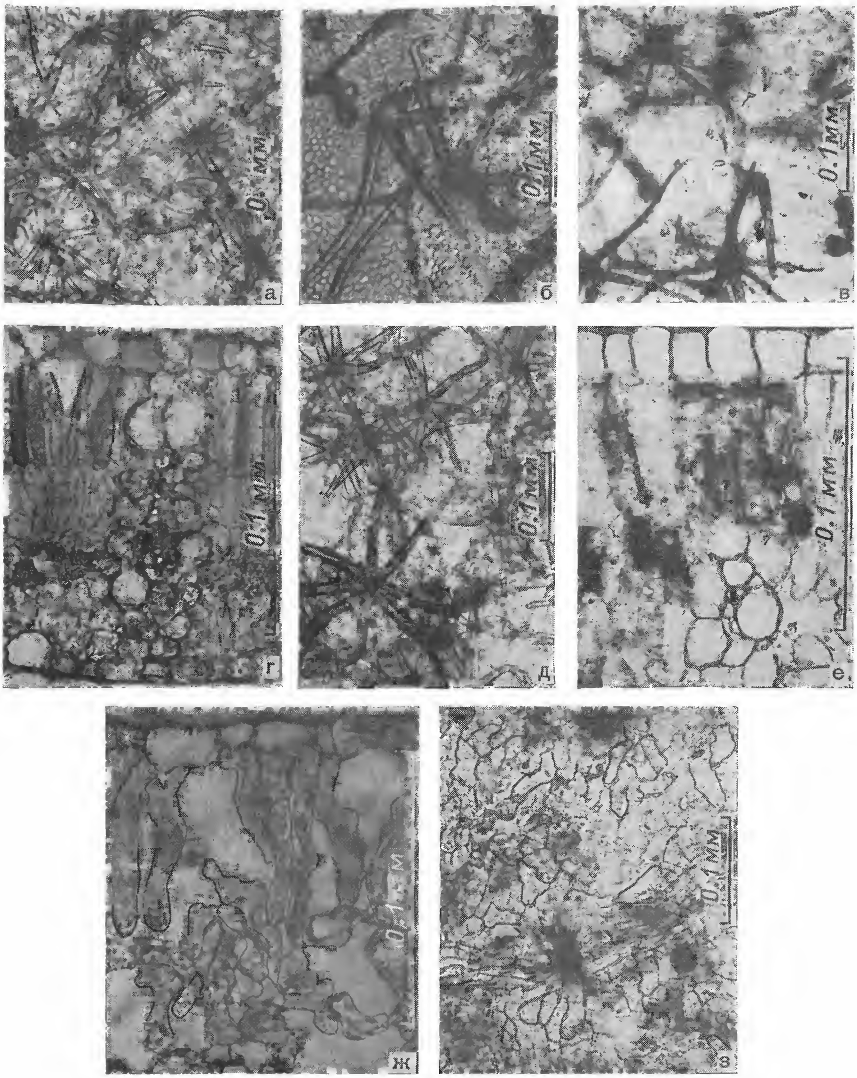


Рис. 2. Нижняя поверхность (*а—в*, *д—з*) и поперечный срез (*г*, *е*, *ж*) листа видов рода *Gossypium*.

а — *G. triphyllum*; *б*, *г* — *G. herbaceum* ssp. *africanum*; *в* — *G. somalense*; *д* — *G. tomentosum*; *е* — *G. armourianum*; *ж* — *G. trilobum*; *з* — *G. thurberi*.

К ст. М. А. Михайловой, с. 1210

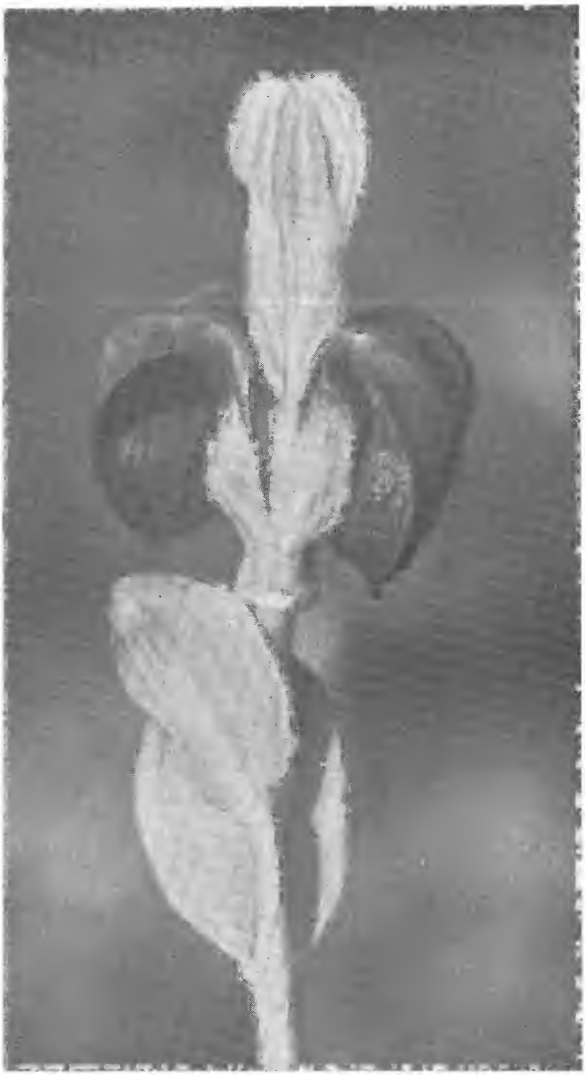


Рис. 1. Пелорический билатерально-симметричный цветок *Corydalis popovii*, ×40.

Vol. 66 August, 1981 *No. 8*

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

CONTENTS

Page

Ju. V. Gamaley. The structure and development of phloem cells. I. Sieve elements 1081
A. V. Naumov. Respiration of root systems 1099
V. Larcher. Aims, methods, and results of the phytoecological studies in the Tyrol Alps ecosystems 1114
T. N. Naumova. On the embryology of the representatives of the family *Buxaceae* 1135
B. R. Vassiliev, N. I. Goltsova, S. Th. Kolodyazhny. Some regularities structure of the annual vegetative shoot of *Liriodendron tulipifera* (*Magnoliaceae*). Correlation of the anatomical characters of metamers of the formed shoot 1146
S. A. Reznickova, M. T. M. Willemse. The formation of sporopollenin-containing structures in the anther of *Lilium* 1155

COMMUNICATIONS 1166

E. P. Prokopiev. Systematical and ecologo-biological structure of the flora of Irtysh river flood-plain. (1166). — **Yu. L. Amchenkov.** Ecological and floristical peculiarities of the steep southern slopes of the mountains of the south-east of Chita district. (1175). — **A. V. Kositsyn, T. I. Igoshina.** On the similarity of metalloenzyme characters of carbonic anhydrase of monocotyledonous and dicotyledonous plants. (1181). — **Nguen Tien Hiep, G. P. Yakovlev.** The genus *Sorbus* (*Rosaceae*) in the flora of Viet-Nam. (1185). — **K. D. Stepanova, L. I. Rassokhina.** Biological productivity of the communities of *Polygonum sachalinense* from Sakhalin. (1191). — **R. N. Shlyakov.** *Lophozia longiflora* (*Hepaticae*) — a frequent component of plant communities. (1197). — **A. S. Dariev, E. B. Kultiasova.** The leaf structure characters of cotton, which stipulate its resistance to web-mite and cotton-aphis. (1205). — **M. A. Mikhailova.** On the teratology of flowers in *Corydalis popovii* (*Fumariaceae*). (1209). — **S. G. Saakov.** Materials on the seasonal dynamics of starch in roses. (1211).

FLORISTIC FINDS 1213

G. P. Yakovlev. On the new species of the genus *Hedysarum* (*Fabaceae*) from China and Mongolia. (1213). — **G. A. Zvereva.** New and rare species of the higher plants in the flora of Tuva. (1215). — **M. G. Asovsky.** The finds of rare for the East Siberia littoral-aquatic and aquatic plants, discovered on the Baikalo-Amur route. (1218). — **L. V. Vaisberg, V. A. Martynenko, G. P. Rocheva.** New adventive plants from Komi ASSR. (1220). — **N. G. Ilminskikh, A. V. Dimitriev, L. V. Milchakov.** On some rare and new adventive plants in the flora of Volga-Kama region. (1221).

CHRONICLE 1225

M. S. Yakovlev, G. Ya. Zhukova. The VI International symposium «Advances in plant cytoembryology» (Lublin, Polish People's Republic, 6—8 VI 1980). (1225).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1230

L. A. Kuprianova. The session of the palynological commission of the All-Union Botanical Society dedicated to the maps of vegetation of the territoriae USSR in the Holocene. (1230).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ю. В. Гамалей. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы 1081

А. В. Наумов. Дыхание корневых систем 1099

В. Лархер. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп 1114

Т. Н. Наумова. К эмбриологии представителей семейства *Buxaceae* 1135

Б. Р. Васильев, Н. И. Гольцова, С. Ф. Колодяжный. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* (*Magnoliaceae*). Связь между анатомическими признаками метамеров закончившего рост побега 1146

С. А. Резникова, М. Т. М. Виллемсе. Формирование спорополлениносодержащих структур в пыльниках лилии 1155

СООБЩЕНИЯ 1166

Е. П. Прокопьев. Систематический и эколого-биологический состав флоры поймы Иртыша. (1166). — **Ю. Л. Амченков.** Эколого-флористические особенности крутых южных склонов гор юго-востока Читинской области. (1175). — **А. В. Косицин, Т. И. Игошина.** О сходстве металлоферментных свойств карбоангидразы однодольных и двудольных растений. (1181). — **Нгуен Тьен Хьеп, Г. П. Яковлев.** Род *Sorbus* (*Rosaceae*) во флоре Вьетнама. (1185).— **К. Д. Степанова, Л. И. Рассохина.** Биологическая продуктивность сообществ *Polygonum sachalinense* на Сахалине. (1191). — **Р. Н. Шляков.** *Lophozia longiflora* (*Hepaticae*) — частый компонент растительных сообществ. (1197). — **А. С. Дариев, Е. Б. Культиасова.** Признаки строения листа хлопчатника, обусловливающие его устойчивость к паутинному клещику и хлопковой тле. (1205). — **М. А. Михайлова.** О тератологии цветков *Corydalis popovii* (*Fumariaceae*). (1209). — **С. Г. Сааков.** Материалы по сезонной динамике крахмала у роз. (1211).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1213

Г. П. Яковлев. О новых для Китая и Монголии видах рода *Hedysarum* (*Fabaceae*). (1213). — **Г. А. Зверева.** Новые и редкие виды высших растений во флоре Тувы. (1215). — **М. Г. Азовский.** Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали. (1218). — **Л. В. Вайсберг, В. А. Мартыненко, Г. П. Рочева.** Новые адвентивные растения в Коми АССР. (1220). — **Н. Г. Ильминских, А. В. Димитриев, Л. В. Мильчаков.** О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края. (1221).

ХРОНИКА 1225

М. С. Яковлев, Г. Я. Жукова. VI Международный симпозиум по цитоэмбриологии растений (Люблин, Польская Народная Республика, 6—8 VI 1980). (1225).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1230

Л. А. Куприянова. Заседание палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества, посвященное картам растительности территории СССР в голоцене. (1230).

ИНФОРМАЦИЯ О ПРОВЕДЕНИИ III МЕЖДУНАРОДНОГО КОНГРЕССА ПО ЭКОЛОГИИ В ВАРШАВЕ (ПНР) В 1982 г. 1231

Ботанический журнал, 1981, т. 66, вып. 8, 1081—1232